АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Л. А. ОРБЕЛИ

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

I

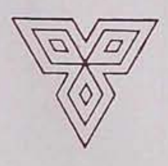

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Л. А. ОРБЕЛИ

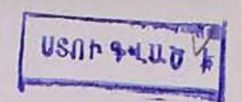
ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

В ПЯТИ ТОМАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · ЛЕНИНГРАД
1961

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

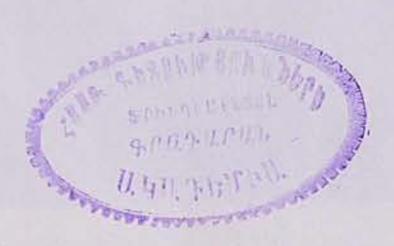


Л. А. ОРБЕЛИ

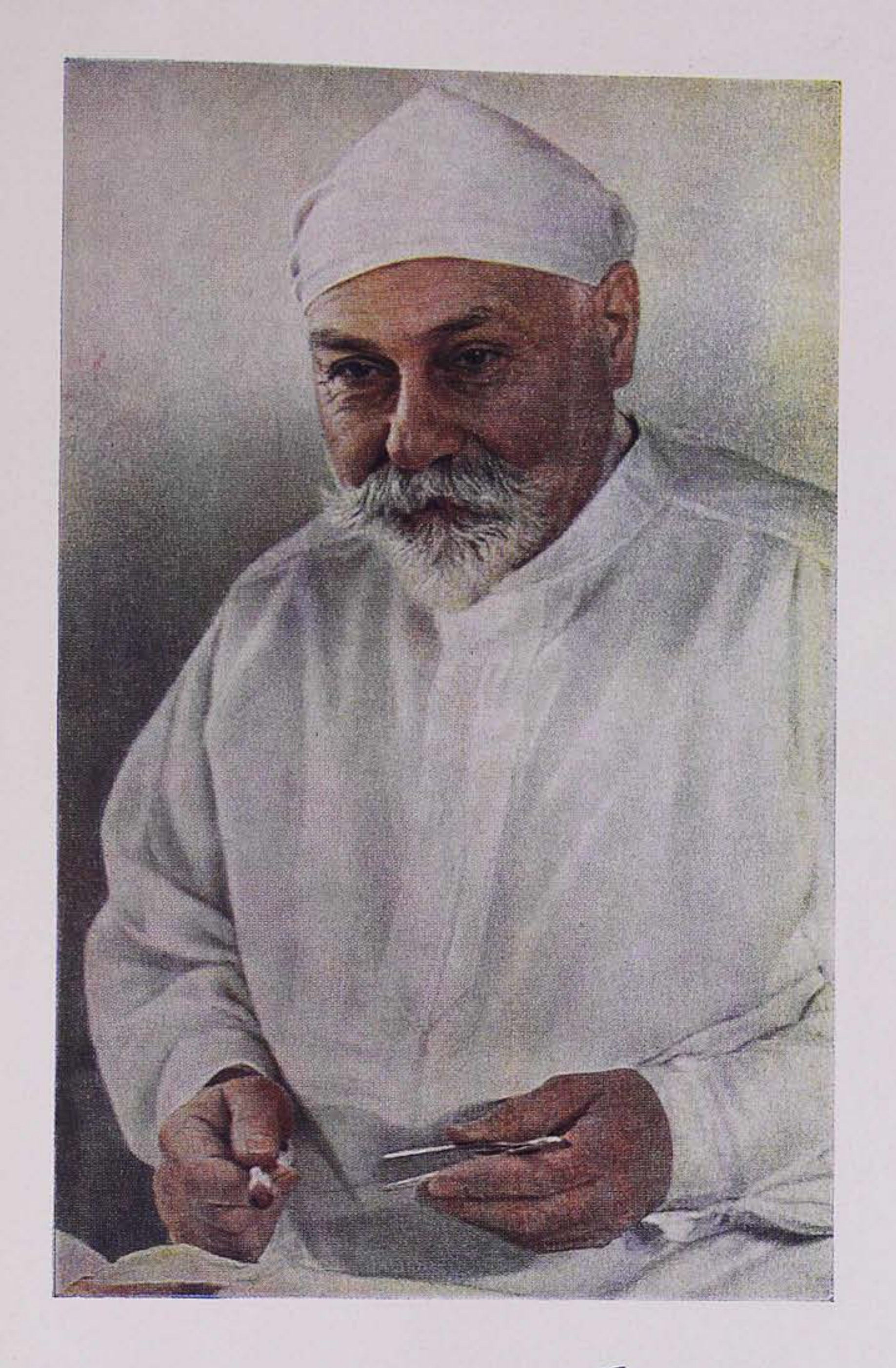
ТОМ ПЕРВЫЙ

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ





ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · ЛЕНИНГРАД
1961



Л. Орбели



ПРЕДИСЛОВИЕ

Предпринятое Академией наук Советского Союза издание трудов замечательного советского ученого академика Леона Абгаровича Орбели отвечает глубоким научным запросам советских физиологов, биологов, врачей, психологов и педагогов. Чтение и изучение его работ, собранных вместе, раскроет перед читателями глубину и яркость мысли покойного ученого, сложный путь формирования научных взглядов одного из самых крупных физиологов мира за последние тридцать лет и явится толчком для новых поисков в различных разделах физиологии.

Подводя итоги жизненного пути Л. А. Орбели, можно сказать, что редко кто из отечественных физиологов, принадлежащих к его поколению, имел такую школу, такие глубокие творческие связи с учеными, создавшими новое в науке. Лучшими часами своей студенческой жизни Л. А. Орбели считал часы, проведенные в лаборатории своего великого учителя И. П. Павлова. Именно об этом он писал в конце своей первой (студенческой) научной работы. Неизгладимым осталось также влияние, оказанное в те же студенческие годы такими замечательными преподавателями Военно-медицинской академии, как зоолог Н. А. Холодковский, гистолог М. Д. Лавдовский.

Леон Абгарович Орбели был одним из самых выдающихся учеников И. П. Павлова и работал в лаборатории своего учителя в период максимального подъема его творческих замыслов. Он пробыл достаточно долгое время в Кембридже в лаборатории замечательного английского физиолога Ленгли и опубликовал вместе с ним работы, составившие этап в развитии физиологии автономной нервной системы. В Кембридже он встретился с тогда еще молодым физиологом Джозефом Баркрофтом и вместе с ним провел исследования в области изучения газов крови. В Германии он работал с такими крупными физиологами, как Гартен, Брюкке, Диттлер и другие, в Дании работал в лаборатории Крога, во Франции провел экспериментальную работу совместно с Ляпиком, в Италии работал на Неаполитанской морской биологической станции.

Творческое участие молодого Л. А. Орбели в разработке самых разнообразных, иногда очень далеких друг от друга по тематике и методам вопросов физиологии (газы крови, электрофизиология гладкой мускулатуры, физиология вегетативной нервной системы, органов чувств, пищеварительного тракта, физиология головного мозга и условные рефлексы) стало тем фундаментом, утвердившись на котором, Л. А. Орбели мог стать настоящим учителем блестящей плеяды своих учеников, ставших выдающимися деятелями советской теоретической и прикладной физиологии в самых разнообразных отраслях физиологии, биохимии и биофизики, в самых ответственных пунктах практической физиологии и медицины.

Настоящее издание трудов Л. А. Орбели должно собрать вместе в отдельных томах по тематическому признаку его работы в различных направлениях как опубликованные, так и публикуемые впервые по стенограммам лекций и докладов, подготовленных к печати редакторами. Первый том трудов Л. А. Орбели посвящен проблемам эволюционной физиологии.[1]

Формирование эволюционно-физиологических воззрений Л. А. Орбели происходило под непосредственным влиянием общебиологических взглядов И. П. Павлова и тех выводов, которые он обосновал, исходя из своих фактов как в области пищеварения, так и в особенности в области изучения физиологии высшей нервной деятельности. Высоко оценивая учение Дарвина, И. П. Павлов внес ценнейший вклад в разработку такого важного вопроса эволюционной теории как приспособленность. И. П. Павлов продолжил и углубил в этом линию И. М. Сеченова, настойчиво стремившегося к «дарвинизму психических процессов», первого физиолога, научно обосновавшего глубокий эволюционный вывод о единстве организма и среды. Л. А. Орбели постоянно подчеркивал преемственность работ советских физиологов-эволюционистов с основоположными в этом направлении работами И. М. Сеченова и И. П. Павлова. Не случайно созданный им Институт эволюционной физиологии носит имя И. М. Сеченова.

Большое значение для Л. А. Орбели имела также его работа в естественно-научном институте, созданном П. Ф. Лесгафтом, в институте, где активно обсуждались эволюционные проблемы в свете оригинальных материалистических идей Лесгафта в биологии. В Военно-медицинской академии Л. А. Орбели нашел опору своим эволюционным поискам в глубоких эволюционных построениях профессора академии невропатолога М. И. Аствацатурова, который в свою очередь развивал глубокие эволюционные идеи Джексона в неврологии и невропатологии.

Почти полвека назад Л. А. Орбели поставил ряд кардинальных проблем физиологии в эволюционном аспекте. Одной из таких проблем явилась проблема координационных отношений в центральной нервной системе. Поставив перед собой задачу выяснить, «как возникли эти координационные отношения, почему каждому виду раздражения соответствует именно эта, а не другая мозаика очагов возбуждения и торможения. . ., а в результате именно данная, всегда целесообразная группировка работающих и неработающих мышц»,[2] Л. А. Орбели пришел к выводу, «что для ответа на эти вопросы надо вскрыть предшествующую историю изучаемых нами готовых координационных отношений, выяснить, как они формировались, проникнуть в механизм возникновения координационных отношений».[3] В поисках ответа на этот нелегкий вопрос Л. А. Орбели уже в 1920 г. пришел к выводу, «что ключ к разгадке этой тайны лежит в учении об условных рефлексах».[4] А в 1923 г. он сформулировал вывод о том, что «готовые координационные отношения, с которыми мы родимся, образовались в течение тысячелетий по тем же основным законам, по которым образуются новые условные координационные отношения в течение недель, а иногда и дней и часов в нашей

[1] Одновременно с изданием трудов Л. А. Орбели готовится к печати библиография трудов его школы.

[2] Наст. изд., стр. 124.

[3] Там же, стр. 124.

[4] Там же, стр. 124.

индивидуальной жизни».[5] Эти выводы Л. А. Орбели явились подлинным началом павловского направления в советской эволюционной физиологии, направления, включающего не только теоретическое рассмотрение эволюции физиологических процессов, но и активные поиски механизмов, которые лежат в основе эволюционного процесса.

Как известно, в те же годы Л. А. Орбели в опытах, проведенных совместно с А. Г. Гинецинским, открыл особое трофическое влияние симпатической нервной системы на скелетную мышцу. Это открытие и следующая за ним большая серия исследований Л. А. Орбели и его других учеников положили начало новому важному руслу советской эволюционной физиологии — учению об адаптационно-трофическом влиянии нервной системы.

Оставаясь всегда прежде всего экспериментатором, Л. А. Орбели особенно отчетливо, как никто другой до него, обосновал значение экспериментального метода наряду с описательными методами сравнительной и онтогенетической физиологии для решения проблем эволюционной физиологии.

Это, в частности, выразилось в том значении, которое придавал Л. А. Орбели различного рода перерезкам и более сложным хирургическим операциям на периферической и центральной нервной системе как методу решения вопросов филогенетического формирования регуляторных влияний нервной системы. Именно этому методу все больше и больше значения придают многие крупные представители современной сравнительной нейрофизиологии.

Л. А. Орбели подчеркивал, что эксперимент допускает специальное изучение воздействий внешних факторов и что, пользуясь этим методом, эволюционная физиология может вскрыть пути и способы эволюционных преобразований организмов под влиянием целого ряда видов энергии, которые во всем своем разнообразии раскрываются перед нами благодаря успехам физики. «До сих пор, — говорил Орбели в 1956 г., — мы экспериментально изучали действие этих ультравысоких частот с узкопрактической точки зрения — применения их в технике, использования в медицине и т. д., а сейчас они становятся для нас одним из возможных факторов эволюционного процесса, и мы должны к изучению и ультразвуковых частот, и электромагнитных волн различной частоты, и ультрафиолетовых лучей подходить не только с точки зрения влияния их на отдельные функции, на отдельные организмы, но и изучать их с точки зрения их возможной роли в эволюционном процессе, той роли, которую они сыграли в эволюционном процессе, а тем самым и выяснить, какое они могут оказать влияние на будущие поколения.

«Если мы используем для изучения всевозможные виды энергии, которые дает нам природа в естественном виде и которые сейчас мы искусственно генерируем и можем градуировать, регистрировать и оценивать количественно, если мы изучим, как они отражаются на развитии тех или иных функций, то получим огромнейший материал для понимания не только хода развития функций, не только истории возникновения функциональных отношений, но и зависимости их от факторов внешней среды.

«Таким образом, мы приходим к тому положению, что эволюционная физиология в таком понимании должна охватить очень широкий круг исследований. Она будет целиком переплетаться, конечно, с классической

[5] Там же, стр. 124.

физиологией, с прикладной физиологией и со сравнительной физиологией, но в основе ее будет лежать определенное стремление понять каузальную зависимость хода развития функций от внешних и внутренних факторов и понять те основные линии, по которым протекает эволюция функций и которые в совокупности привели к тому, что эволюционный процесс протекал именно так, как он протекал, а наряду с этим понять, какое разнообразное течение он может принять в зависимости от тех условий, которые будут созданы на нашей планете. Вот основные задачи и основные приемы исследования эволюционной физиологии».[6]

Без сомнения можно сказать, что в отличие от ряда крупных физиологов — своих современников, которые в той или иной форме высказывали отдельные мысли или соображения, иногда очень ценные, в области эволюционного рассмотрения тех или иных физиологических процессов, но и ограничивались только этим, Л. А. Орбели глубоко и всесторонне обосновывал свои эволюционные выводы в яркой, а иногда в неожиданной форме, показывал практическое значение этих выводов и, что особенно важно, иллюстрируя весьма убедительно эволюционное значение результатов собственных экспериментов, он указывал пути и способы дальнейших изысканий и работ в экспериментальном анализе актуальных проблем эволюционной физиологии. Именно это обеспечило широкий размах эволюционно-физиологических исследований Л. А. Орбели и его многочисленных учеников, для которых идеи учителя явились мощной притягательной силой; именно это обеспечило создание самой многочисленной из известных научных школ в области эволюционной физиологии.

Создание этой школы само по себе является неоценимой заслугой Л. А. Орбели перед советской наукой. Если в своем докладе на конференции по планированию физиологических наук во второй пятилетке, созванной президиумом Биологической Ассоциации Академии наук СССР и Ленинградского общества физиологов им. И. М. Сеченова в январе 1933 г., он говорил о том, что в нашей стране «мы имеем только начальные попытки» в области изучения эволюции функций, изучения физиологии в свете теории развития, то за два с лишним десятилетия после этого благодаря работам школы Орбели и работам ученых из других научных центров эволюционная физиология стала одной из плодотворных областей советской науки.

Направив мысли своих учеников и последователей на разработку ряда ясных и в теоретическом, и в методическом отношении вопросов и непосредственно руководя этой разработкой, Л. А. Орбели настойчиво искал все новые и новые пути разработки проблем эволюционной физиологии, все глубже проникал в анализ вопросов физиологии в свете проблем эволюции.

Так, во многих статьях, приведенных в данном томе, мы видим, какое большое внимание в последнее время уделял Л. А. Орбели выяснению физиологических подходов к изучению одной из центральных проблем эволюционной теории — проблеме приспособления. Особенно ярко он выразил свои мысли в этом направлении в своей последней статье — «Основные задачи и методы эволюционной физиологии» (1958 г.).

«Надо выяснить, — писал Орбели, — ту приспособительную роль, которую играет эволюция функций, понять, как сохранилась жизнь и как она приобретает различные формы в зависимости от того, что живое существо, непрерывно перестраиваясь под влиянием факторов внеш-

[6] Там же, стр. 65.

ней и внутренней среды, приспосабливается к тем условиям, которые возникли. Надо понять, какие условия оказываются гибельными, какие условия оказываются превзойденными или обеспеченными определенными приспособлениями.

«Выяснение ряда приспособительных механизмов, приспособительных изменений функций должно составить опять-таки одну из важных задач эволюционной физиологии. И эволюционная физиология, в таком смысле понимаемая, окажется наукой не только теоретической, но и сугубо практической, потому что она приведет к результатам, которые дадут нам возможность в определенных условиях влиять на ход эволюционного процесса в будущем. Для медицины и зоотехники это весьма важно».[7]

Л. А. Орбели подчеркивал, что «исторический период существования человечества представляет собой, конечно, чрезвычайно важный этап в эволюционном процессе, и эволюционная физиология не может отходить от этого вопроса».[8] Он завещал нам, что «венцом эволюционной физиологии должно явиться и до известной степени уже является стремление к изучению высшей нервной деятельности человека в процессе ее формирования, в процессе ее развития».[9] Этот вывод имеет огромное значение для ответа на вопрос, поставленный В. И. Лениным в его оценке теории развития о том, что «если *в с е* развивается, то относится ли сие к самым общим *понятиям* и *категориям* мышления?».[10]

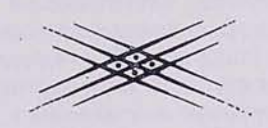
Можно не сомневаться в том, что выход в свет первого тома трудов Л. А. Орбели будет встречен с чувством глубокого удовлетворения из-за огромной их научной значимости и послужит светлой памяти об ушедшем от нас замечательном человеке, гражданине и ученом. Можно не сомневаться также и в том, что этот том, как и последующие тома собрания трудов Л. А. Орбели, будет мощным фактором в дальнейшем развитии советской физиологической науки.

Х. С. Коштоянц.

---

[7] Там же, стр. 65.
[8] Там же, стр. 66.
[9] Там же, стр. 67.
[10] В. И. Л е н и н, Сочинения, изд. 4-е, т. 38, 1958, стр. 251.

БИОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК И БИБЛИОГРАФИЯ



ЛЕОН АБГАРОВИЧ ОРБЕЛИ

Л. Г. Лейбсон

В 1882 г. семья видного судебного деятеля Закавказья Абгара Иосифовича Орбели проводила лето в небольшом местечке, расположенном близ Еревана и носящем поэтическое название «Долина цветов» (Дарачичаги). В этом живописном местечке 7 июля (по новому стилю) родился в семье Орбели сын. Ему дали имя Левон.

Мальчик рос в обстановке глубокого уважения к умственному труду и многообразным проявлениям духовной культуры. Родители воспитывали в нем и его братьях (впоследствии также крупных ученых) трудолюбие, честность, правдивость. Ложь считалась в семье Орбели самым большим пороком.

Среднее образование Л. А. Орбели получил в Тифлисе. Это был многонациональный город. Большинство населения составляли грузины, армяне и русские. Остальное население состояло из греков, татар, персов, евреев, немцев. Среди учеников 3-й тифлисской гимназии, которую посещал Орбели, были представители всех этих национальностей. Это способствовало тому, что у гимназистов воспитывалось подлинное чувство интернационализма, которое ученый пронес через всю жизнь.

Очень большое влияние на судьбу Л. А. Орбели оказал его дядя Давид Иосифович Орбели — крупный тифлисский невропатолог и психиатр. Общение с ним пробудило в юноше интерес к медицине, стремление проникнуть в тайны живого организма, страстное желание понять душевный мир человека.

Окончив в семнадцать лет гимназию с золотой медалью, Л. А. Орбели направился в 1899 г. в Петербург, где поступил слушателем в Военно-медицинскую академию. На первом же курсе он встретил среди профессоров таких замечательных биологов, как Н. А. Холодковский, М. Д. Лавдовский.

Н. А. Холодковский читал курс зоологии. Это был человек большой эрудиции и широких горизонтов. Его перу принадлежит фундаментальный курс зоологии, по которому занималось несколько поколений студентов. Он не раз выступал с докладами и статьями на общебиологические темы и наряду с К. А. Тимирязевым способствовал распространению в России эволюционного учения Чарльза Дарвина. Впоследствии эти доклады и статьи были изданы в виде сборника под названием «Биологические очерки». Лекции Н. А. Холодковского послужили той почвой, на которой взросли эволюционные идеи Л. А. Орбели. Нельзя не упомянуть, что Н. А. Холодковский был не только крупным ученым, но и поэтом. Его перу принадлежит один из наиболее распространенных переводов «Фауста» Гете. Все это располагало слушателей к талантливому профессору.

Глубокий след оставил в душе молодого Орбели и гистолог М. Д. Лавдовский. Крупный ученый, один из основателей сравнительной гистологии и микрофизиологии в России, он глубоко интересовался вопросами тонкого строения нервной системы и стремился связать структуру ее с функцией. Он был редактором и автором многих разделов первого капитального руководства по гистологии на русском языке. Орбели привлекали к себе как обширные знания Лавдовского, так и его личные качества. Профессор также с большой приязнью относился к пытливому студенту.

Однако будущность Орбели определил И. П. Павлов, под могучее влияние которого он попал, как только перешел на второй курс.

И. П. Павлов был уже в то время всемирно известным ученым. Его книга «Лекции о работе главных пищеварительных желез» завоевала ему мировую славу. Но не только величие Павлова как ученого привлекало к нему студентов. Павлов был талантливым педагогом. Лекции его заставляли молодую мысль работать, искать ответа на возникающие у слушателя вопросы. Взгляд Павлова на преподавание хорошо отражен в его предисловии к изданному в те годы «Учебнику физиологии» Тигерштедта: «Огромное большинство учебников представляет сбор, склад многочисленных отдельных фактов и всевозможных, имеющихся в науке, мнений. Едва ли может быть большой толк от такого изложения. . . Среди леса подробностей ускользает главное, и мысль остается без дела. Учебник проф. Тигерштедта написан иначе. Автор обо всем составляет личное мнение, приводя и обсуждая факты как за, так и против. Следовательно, у читателя есть исходное мнение, определенно мотивированное, на котором он может остановиться, но с которого же он может начать и самостоятельную критику, перебирая фактические данные по отношению к этому мнению».[1]

Умение Павлова заставить слушателей самостоятельно думать не могло не импонировать молодежи. «Вступив только в стены Военно-медицинской академии, — вспоминал впоследствии Орбели, — и будучи студентом первого курса, я получил от товарищей указания, что наиболее интересной, наиболее своеобразной, сильной личностью в академии является Иван Петрович Павлов. Студенты первого курса считали своим долгом раз-другой досрочно побывать в его аудитории, чтобы скорее видеть этого великого человека. Этим определялось в значительной степени все дальнейшее настроение слушателей. На втором курсе, когда мы приступили к систематическому слушанию лекций Ивана Петровича, уже при первых его словах стало ясно, что пропустить какую-нибудь из его лекций невозможно, в такой степени увлекательно и живо они протекали».[2]

Не удивительно, что когда в будущем Орбели сам возглавил Кафедру физиологии, он, следуя примеру Павлова, всячески стремился приучить студентов к самостоятельному мышлению, к критическому освоению фактов.

Павлов любил, когда слушатели во время лекций задавали ему вопросы. Задавал вопросы и студент Орбели. В ответ на один из них Павлов указал на необходимость экспериментального его разрешения и предложил любознательному юноше самому заняться опытами. Так определилась судьба Л. А. Орбели. Переступив порог физиологической лаборатории, он навсегда связал свою жизнь с этой научной дисциплиной.

---

[1] И. П. Павлов, Полное собрание сочинений, т. 6, Изд. АН СССР, М.—Л., 1952, стр. 163—164.

[2] Л. А. Орбели. Академик Иван Петрович Павлов. Физиол. журн. СССР, т. 20, в. 2, 1936, стр. 199—200.

И. П. Павлов поручил будущему физиологу выяснить вопрос о влиянии перерезки блуждающих нервов на работу пепсиновых желез. Молодой экспериментатор блестяще справился с поставленной перед ним задачей. Экспериментальное исследование Л. А. Орбели под названием «Сравнение работы пепсиновых желез до и после перерезки блуждающих нервов» было удостоено конференцией Военно-медицинской академии золотой медали.

Наряду с экспериментальной работой, которую Орбели вел на Кафедре физиологии, он стремился углубить свои знания и в других областях медицины. Будучи студентом 3-го и 4-го курсов, он изучает микроскопическую анатомию под руководством М. Д. Лавдовского, а в летние месяцы работает в патологоанатомической лаборатории краевой Михайловской больницы в Тифлисе.

Весной 1904 г. Л. А. Орбели оканчивает Военно-медицинскую академию. Он надеется, что, начав так успешно свою научную работу, он будет оставлен при академии в качестве адъюнкта. Надежда его, однако, не оправдалась. Из 33 лиц, участвовавших в конкурсе, в результате экзаменов было принято только 10. Орбели в их число не попал. В то время он был, конечно, немало огорчен, однако впоследствии он считал это обстоятельство благоприятным. Оно привело его на флот, где он приобщился к практической медицине. Орбели неоднократно подчеркивал, что считает очень важным, чтобы физиологи, оканчивающие медицинские учебные заведения, некоторое время работали в качестве врачей. Это заставляет их в своей дальнейшей деятельности связывать свою теоретическую работу с запросами практической медицины.

Молодого врача назначают ординатором крестьянского терапевтического отделения Николаевского морского госпиталя в Кронштадте. Это крестьянское отделение было единственной больницей, куда поступало гражданское население: рабочие кронштадтских заводов, местные мещане, матросы с торговых кораблей, богомолы и богомолки, приезжавшие поклониться Иоанну Кронштадтскому. Здесь, в госпитале, где Орбели пришлось быть свидетелем глубоких человеческих страданий, родилось в его чуткой душе страстное стремление облегчить своими знаниями людское горе, порождаемое тяжелыми недугами. Здесь возникли в его уме многие вопросы, которые он впоследствии пытался разрешить в своих экспериментальных исследованиях. Мы знаем, что Орбели на протяжении всей своей жизни постоянно стремился принести своими теоретическими знаниями пользу практической медицине.

Несмотря на большую загруженность работой в Кронштадтском госпитале, Орбели не порывает в эти годы связи со своим учителем. Вскоре его переводят в Гвардейский экипаж в Петербурге, где он работает врачом в Морском госпитале. Это дает ему возможность совмещать лечебную работу на флоте с опытами в Физиологическом отделе Института экспериментальной медицины. С 1907 г. он исполняет обязанности помощника И. П. Павлова по заведованию этим отделом. После оставления в 1908 г. военно-морской службы Орбели полностью переходит на работу в институт, где в течение многих лет помогает Павлову в руководстве Физиологическим отделом.

К этому же периоду относится успешная защита Орбели докторской диссертации. В те годы, когда он начинал свою научную деятельность, И. П. Павлов закладывал фундамент своего гениального учения о высшей нервной деятельности. Естественно, что молодой помощник великого физиолога не мог не принять в создании этого учения активного участия. Он впервые применяет метод условных рефлексов к изучению органов

чувств у животных. Он исследует с помощью этого метода способность собак различать цвета. Такая работа потребовала не только глубокого понимания нового учения, созданного Павловым, но и основательного знакомства с физиологией органа зрения и физикой света. Всякое световое явление заключает в себе несколько компонентов: цвет предмета, форму его, степень освещенности. Орбели показал, что условным раздражителем для собаки может быть изменение интенсивности света, как положительное, так и отрицательное. Собака, далее, может образовывать условные рефлексы на форму предметов. Однако она не реагирует условнорефлекторной деятельностью на свет в зависимости от длины волны, другими словами, она неспособна различать цвет предметов.

Полученные результаты Орбели доложил сначала в Обществе русских врачей, а затем представил их в виде докторской диссертации, которая и была защищена им в Военно-медицинской академии в 1908 г.

В том же 1908 г. Орбели опубликовал еще одну работу, относящуюся к вопросу о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе.

Высокие качества экспериментальных исследований, выполненных Орбели, дали основание Павлову представить своего талантливого ученика в качестве кандидата на заграничную поездку.

И. П. Павлов охарактеризовал кандидата следующими словами: «Д-р Орбели представил три экспериментальных работы, из которых одна относится к физиологии пищеварения и две к учению об условных рефлексах.

«Эти работы, потребовавшие от автора продолжительного и упорного труда, отличаются крупными научными достоинствами.

«Во-первых, они безукоризненны в методическом отношении, причем те некоторые приемы и способы исследования, которые автор применял впервые, подвергнуты им самой тщательной разработке и проверке. Поэтому результаты исследований Орбели имеют характер полной научной достоверности.

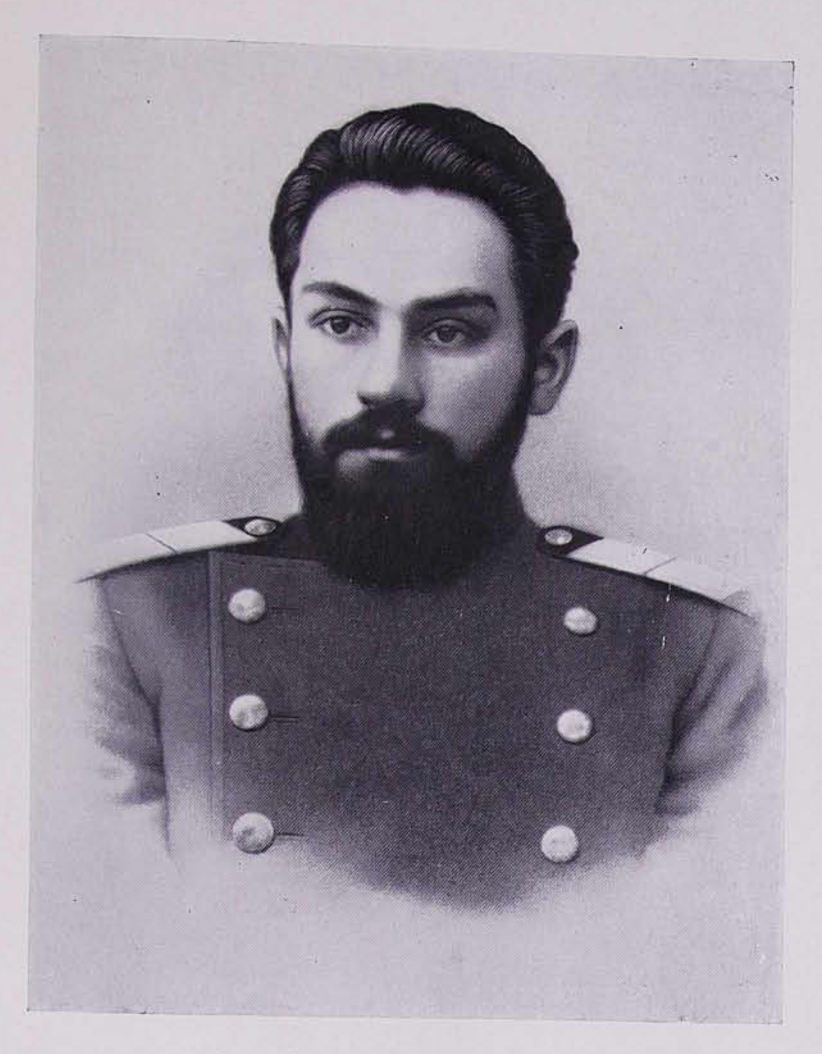
«Во-вторых, как это видно из приведенных рефератов, работы Орбели отличаются богатством добытого им нового фактического научного материала. В первой работе он дает новые интересные факты, относящиеся к вопросу об иннервации пищеварительных желез. Во второй работе новые данные содержатся в таком количестве, что этому труду Орбели по справедливости нужно отвести одно из самых видных мест в учении об условных рефлексах. Наконец, и в третьей работе, посвященной вопросу о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе, также содержатся очень интересные фактические данные.

«Третье крупное достоинство трудов Орбели заключается в том, что в них сквозит постоянная и напряженная работа мысли, как критической, так и обобщающей, причем в деле критики автор отличается серьезностью и спокойствием, в деле обобщений — осторожностью и обоснованностью. Ко всему этому следует прибавить, что автор обладает способностью к сжатому и в то же время ясному изложению как фактического, так и идейного научного материала.

«На основании сказанного следует признать, что доктор Орбели является одним из достойнейших кандидатов на заграничную командировку».[3]

---

[3] А. В. Лебединский и Н. В. Зимкин. Леон Абгарович Орбели. Труды Военно-мед. акад., т. 42, 1948, стр. 8.



Л. А. Орбели в студенческие годы



Нет ничего удивительного, что конференция Военно-медицинской академии, выслушав подобную характеристику, приняла решение командировать молодого доктора медицины Орбели за границу для совершенствования.

Незадолго до командировки произошло важное событие в личной жизни молодого ученого — он женился. Молодые супруги поехали за границу вместе. Елизавета Иоакимовна Орбели помогала мужу в его напряженном труде.

Работая в передовых физиологических лабораториях Запада, Орбели прежде всего стремился пополнить свои знания в заинтересовавшей его и мало разрабатывавшейся на родине области — в области физиологии органов чувств. Знание ее было необходимо для дальнейшего развития учения Павлова о высшей нервной деятельности. Поэтому, приехав в Германию, Орбели направился в Лейпциг, где работал один из крупнейших специалистов по физиологии органа зрения Эвальд Геринг. В лаборатории немецкого физиолога Орбели выполнил вместе с Дитлером две работы. В Германии же, в лаборатории гисенского физиолога Гартена, он ближе познакомился с электрофизиологическим методом и совместно с Брюкке экспериментально исследовал токи действия мускулатуры мочеточников. Там же он выполнил работу, посвященную электродвижущим силам в коже лягушки. В этих опытах принимала участие Е. И. Орбели.

Из Германии Л. А. Орбели с женой отправился в Англию, где он работал под руководством двух выдающихся английских физиологов — Ленгли, который уже в то время пользовался мировой известностью как создатель современных представлений об устройстве автономной нервной системы, и Баркрофта, начинавшего тогда свои, ставшие классическими, исследования по физиологии дыхательной функции крови. В лаборатории Ленгли Орбели тщательно изучил методы исследования автономной нервной системы и совместно с английским ученым выполнил три научных исследования. С Баркрофтом он изучил влияние молочной кислоты на кривые диссоциации гемоглобина.

Наконец, во время той же заграничной поездки Орбели провел несколько месяцев на Неапольской биологической станции. Здесь перед его умственным взором открылось все многообразие животного мира; здесь он реально ощутил всю глубину эволюционной идеи, с интересом воспринятой им еще на студенческой скамье и сыгравшей в дальнейшем решающую роль во всех его научных открытиях. Как за время жизни в Германии и Англии, так и во время пребывания на Неапольской биологической станции Орбели оставил в науке след в виде оригинального экспериментального исследования. Вместе с Е. И. Орбели он изучил там функцию Hepatopancreas у каракатицы (Sepia officinalis).

Это была в жизни молодого ученого бурная пора накопления знаний. Со страстностью приобщался он к богатствам мировой физиологии. Но он приобщался к ним не как пассивный ученик, а как активный участник созидания науки. За два года пребывания за границей Орбели выполнил восемь исследований, опубликованных в немецких и английских журналах, причем исследования эти были посвящены самым различным вопросам физиологии. Приобретенные в передовых лабораториях Запада знания дали ему возможность в последующие годы развивать замечательные идеи своего учителя — И. П. Павлова в самых различных направлениях.

Все последующие исследования Орбели носят на себе печать двух мощных влияний: гениальных научных построений И. П. Павлова и успехов

западноевропейской физиологии. Надо было обладать богатой синтетической способностью, чтобы суметь направить по единому руслу все эти многообразные течения мировой физиологической мысли. И надо было обладать большим самобытным даром, чтобы, имея таких учителей, не стать их эпигоном, не утратить своего собственного творческого облика. Л. А. Орбели сумел ассимилировать богатое наследие своих учителей и положить его в основу собственных научных воззрений.

По возвращении из-за границы Орбели, как и раньше, помогает И. П. Павлову в руководстве Физиологическим отделом Института экспериментальной медицины. Наряду с этим он становится и его помощником по учебной работе на кафедре в Военно-медицинской академии, сначала в роли приват-доцента, а затем, с 1913 г., в должности штатного доцента. И. П. Павлов поручает ему читать лекции по двум специальным разделам физиологии: нервно-мышечного аппарата и органов чувств.

Орбели читает лекции не только будущим врачам. Как и другие передовые интеллигенты того времени, он стремится нести свет знания в широкие народные массы. Он с готовностью поддерживает почин тружеников науки, объединившихся вокруг замечательного ученого-демократа П. Ф. Лесгафта, и принимает участие в чтении лекций народным учителям, рассеянным по необъятным просторам родной страны. Во время летних каникул 1911 и 1912 гг. Орбели едет в далекую Пермскую губернию, где читает лекции сначала в уездном городе Оханске, а затем в городе Перми. Он сопровождает свои лекции опытами на оперированных животных, которых везет с собой для этой цели из Петербурга.

Вскоре, в 1913 г., Орбели избирается членом Совета Санкт-Петербургской биологической лаборатории, созданной Лесгафтом, и привлекается к чтению лекций на Высших курсах Лесгафта. Самого основателя Биологической лаборатории уже не было в это время в живых, но дух его еще витал в созданном им научном и педагогическом центре.

П. Ф. Лесгафт был страстным гуманистом, смелым борцом за гармоничное развитие человеческой личности. Он ненавидел рутину, и рутинеры ненавидели его. Царское правительство преследовало его при жизни и запретило произнести хотя бы одно прощальное слово над его могилой. Лесгафт не раз высказывал свой взгляд на педагогический процесс. «Школа, — доказывал он, — это не учреждение, служащее для накопления знаний, а учреждение, где будят мысль, где знание является материалом, при посредстве которого вырабатываются понятия и мысли». И далее: «Усвоение одних лишь готовых знаний допускает только повторение выученного, как оно было воспринято. Такое непосредственное усвоение развивает только стадность и не дает еще никакой возможности развернуть человеческую энергию, не допускает никаких творческих проявлений лица».[4]

Научные и общественно-педагогические идеи Лесгафта были сочувственно восприняты Орбели и не могли не оказать влияния на его духовный облик.

Революционная буря 1917 г. всколыхнула страну, когда Орбели шел тридцать пятый год. Он был полон творческих замыслов и кипучей энергии. В его жизни, как и в жизни других ученых России, начиналась новая пора — пора великих надежд и неимоверных трудностей, пора невиданного по размаху культурного строительства и суровых испытаний гражданской войны и разрухи.

---

[4] П. Ф. Лесгафт. О преподавании естественных наук в средних учебных заведениях. Русская школа, 1909, № 9, стр. 97.

Орбели был в то время уже широко известен не только как крупный специалист-физиолог, но и как общественный деятель. Общество русских врачей в С.-Петербурге поручило ему еще в 1912 г. редактирование «Трудов общества».

За некоторое время до февральских событий русские физиологи во главе с И. П. Павловым решили организовать свое научное общество со своим самостоятельным журналом. Орбели был в числе организаторов нового общества. Инициатива научной общественности, как и любая другая общественная инициатива, встретила упорное противодействие со стороны царского правительства. Оно чинило всякие препятствия и хотя в конце концов и разрешило со всякими ограничениями первый съезд физиологов, но состоялся съезд только после падения самодержавия, в апреле 1917 г. Настроение участников съезда лучше всего передают слова И. П. Павлова из его приветственного письма (сам он присутствовать из-за болезни не смог): «Мы только что расстались с мрачным, гнетущим временем. Довольно вам сказать, что этот наш Съезд не был разрешен к рождеству и допущен на пасхе лишь под расписку членов Организационного комитета, что на Съезде не будет никаких политических резолюций. . .

«Слава богу, это — уже прошлое и, будем надеяться, безвозвратное.

«Мы не можем не ждать, мы должны ждать при новом строе нашей жизни чрезвычайного усиления средств всякого рода для научной деятельности.

«А раз так, то для нас встает новый повод усилить нашу рабочую энергию до высшей степени.

«И тогда в свободной, обновляющейся и стремящейся к возможно лучшему на всех линиях жизни родине какими своевременными являются и наше общество, и наш журнал, счастливым образом связанные с славным именем родоначальника родной физиологии и носителя истинно свободного духа Ивана Михайловича Сеченова».[5]

Эти чаяния И. П. Павлова разделяла и вся передовая часть русской интеллигенции.

На состоявшемся в апреле 1917 г. Первом всероссийском съезде физиологов было избрано правление общества и редакция «Русского физиологического журнала им. И. М. Сеченова». Орбели был избран секретарем правления и одним из трех редакторов журнала. С тех пор на протяжении всей своей жизни Орбели был неразрывными узами связан с деятельностью нового, разросшегося впоследствии общества, являясь многие годы председателем правления его и ответственным редактором журнала.

Когда в октябре 1917 г. пало Временное правительство и власть в стране перешла к Советам, ученые по-разному отнеслись к этому событию. Не все сразу поняли огромное прогрессивное значение Великой Октябрьской социалистической революции для исторических судеб России и развития культуры входящих в ее состав народов. Однако меры, направленные Советским правительством к созданию благоприятных условий для научной работы, в частности для претворения в жизнь замечательных научных идей И. П. Павлова, а также забота Ленина об ученых воочию показали, что перед наукой открываются невиданные ранее возможности.

Открылись новые перспективы и перед научным творчеством Л. А. Орбели. Санкт-Петербургская биологическая лаборатория им. П. Ф. Лес-

[5] И. П. Павлов, Полное собрание сочинений, т. 1, Изд. АН СССР, М.—Л., 1951, стр. 10—11.

гафта была преобразована в Петроградский научный институт им. П. Ф. Лесгафта. Физиологическое отделение, имевшее в своем распоряжении лишь две небольшие комнаты, было переведено в просторное помещение, специально оборудованное по указаниям Орбели и состоявшее, кроме обычных лабораторных кабинетов, из операционной, предоперационной, клиники для оперированных животных и собачника. Вместо единственного научного сотрудника, помогавшего Орбели, ныне здравствующей М. Б. Тетяевой, под его руководством стало работать пять штатных сотрудников, не считая служителей, ухаживающих за животными.

Атмосфера, окружавшая Орбели в Научном институте им. П. Ф. Лесгафта, полностью отвечала стремлениям его как ученого и общественника. Организатором института был один из образованнейших людей нашей страны, энциклопедист и революционер Н. А. Морозов. Он сгруппировал вокруг себя таких талантливых ученых, как микробиолог В. Л. Омелянский, анатом А. А. Красусская, химик П. Л. Мальчевский, ботаник В. Н. Любименко, кристаллограф Е. С. Федоров. Впоследствии в состав института вошли химик М. С. Вревский, астрофизик Г. А. Тихов, зоолог П. П. Сушкин и ряд других ученых. Все это люди с ярко выраженной индивидуальностью, беззаветно преданные науке, оставившие глубокий след в своей области знания. В институте царила атмосфера взаимного понимания и уважения. Это не могло не сказаться благотворно на деятельности как всего института, так и каждого из его звеньев.

Орбели быстро завоевал симпатии своих товарищей. Н. А. Морозову и всему ученому совету не мог не прийтись по душе этот честный, прямой, всегда деятельный и обладающий обширными знаниями человек. Вскоре Орбели становится заместителем директора института по научной части.

В 1918 г. другое детище П. Ф. Лесгафта — Высшие курсы — преобразуются в Институт физического образования им. П. Ф. Лесгафта. Орбели принимает в организации института активное участие. Он возглавляет Кафедру физиологии и, кроме того, принимает на себя обязанности проректора по учебной части. На этом посту он остается до 1925 г.

В эти же годы Орбели читает курс лекций в Петроградском сельскохозяйственном и химико-фармацевтическом институтах.

Однако в полной мере блестящий педагогический талант Орбели проявляется после избрания его в 1920 г. профессором 1-го Петроградского медицинского института. С этого времени Кафедра физиологии Медицинского института и Физиологическое отделение Научного института им. П. Ф. Лесгафта становятся центрами напряженной научно-исследовательской и педагогической деятельности выдающегося ученого. Здесь воплощаются в эксперименте его собственные творческие замыслы, его богатые научные идеи. Здесь возникает его многолюдная и активная научная школа.

Хотя посещение лекций в то время было не обязательным, аудитория во время лекций Орбели всегда была полна студентами. Их привлекало его умение донести до слушателя трудный научный материал в таком виде, что он становился понятным и увлекательным. Лекции Орбели были внешне очень просты. В них отсутствовала какая-либо нарочитость, которая придавала бы им эффектность, красивость. Но это была простота большого мастера. Каждое излагавшееся лектором теоретическое положение покоилось на строгом фактическом материале, и этот фактический материал, как правило, тут же демонстрировался слушателям. В тех случаях, когда факты могли быть истолкованы по-разному, Орбели никогда

не скрывал этого от студентов. Он приучал их взвешивать доводы за и против того или иного взгляда. Даже те выводы, пояснял он, которые представляются в настоящее время бесспорными, могут быть в дальнейшем подвергнуты пересмотру, если появятся новые факты. Успехи науки — это результат упорного труда и борьбы мнений. По любому вопросу Орбели давал свою оценку фактического материала. Он не раз подчеркивал важность научного спора, который в конечном счете приводит к необходимости дальнейших углубленных исследований. На каждой лекции студенты задавали профессору вопросы, и он с готовностью и доходчиво отвечал на них. В этом отношении Орбели как лектор продолжал традиции И. П. Павлова. Его лекции были чужды какого бы то ни было догматизма. Он будил у слушателей творческую мысль и этим вызывал у них интерес к большим научным проблемам. И каждый год к нему обращалось несколько человек с просьбой о разрешении работать в его лаборатории. Обычно это происходило после успешной сдачи студентами экзамена по физиологии. Через некоторое время новичкам поручалась какая-либо тема, и они становились членами растущего научного коллектива.

От молодых экспериментаторов Орбели требовал прежде всего овладения в совершенстве методикой, тщательности в проведении опытов. Факты, учил он, могут быть истолкованы по-разному, но они должны быть точными и бесспорными. Он требовал глубокого знакомства с проблемой и рекомендовал обычно для чтения труды не только современных авторов, но и тех, которые положили начало ее изучению.

Наряду со студентами 1-го Медицинского института за темами обращались к Орбели и слушатели Военно-медицинской академии, которым он продолжал читать физиологию органов чувств и нервно-мышечного аппарата. Обращались к нему с просьбой о предоставлении экспериментальной темы и врачи, делившиеся с ним своими практическими запросами.

Все это давало возможность вести исследования широким фронтом.

Среди проблем, которые в то время особенно волновали Орбели, следует прежде всего назвать вопрос о симпатической иннервации скелетных мышц. Как известно, по классической схеме Ленгли, все центробежные нервы могут быть разделены на соматические и автономные. Они различаются между собой как по своему строению, так и по функции. Основным функциональным различием считалось то, что автономные нервы иннервируют только вегетативные органы; скелетные же мышцы иннервируются исключительно соматическими нервами. Организм, таким образом, поделен между двумя нервными системами, как бы разбит на две сферы влияния.

Такому взгляду Орбели противопоставил свое собственное понимание роли автономной нервной системы в организме. Он исходил при этом из следующих соображений. Во-первых, он опирался на учение Павлова о трофической функции нервной системы. Согласно этому учению, нервная система оказывает на органы двоякого рода влияния. С одной стороны, нервы побуждают органы к деятельности. Такое влияние Павлов обозначал как функциональное. С другой стороны, нервы изменяют в тканях течение интимных химических процессов и тем самым регулируют их основные физиологические свойства. Влияния этого рода Павлов обозначил как трофические. Так, нервы сердца, изменяя свойства сердечной мышцы, оказывают влияние на автоматическую деятельность органа. Такое же трофическое влияние оказывает, по предположению Павлова, нервная система и на все другие органы. Однако никаких доказательств,

что скелетные мышцы также подвержены такого рода влиянию, не существовало.

Второй предпосылкой, из которой исходил в своих опытах Орбели, являлось эволюционное учение. С первых же шагов своей творческой деятельности он стал оценивать явления с точки зрения эволюционной идеи. Он избрал ее как надежный компас, помогающий найти правильную дорогу из чащи загадок.

Орбели предположил, что все виды мускулатуры, будь то гладкая, сердечная или скелетная, являются единой мышечной тканью, находящейся лишь на различных ступенях развития. В процессе эволюции поперечнополосатые мышцы утратили способность к автоматизму, свойственному гладким и сердечной мышцам, и оказались подчиненными специальной двигательной иннервации. Утратили ли они вместе с тем и трофическую иннервацию, которой обладают прочие виды мышечной ткани? На этот вопрос Орбели отвечал отрицательно. Он высказал гипотезу, что трофические воздействия на скелетные мышцы осуществляют симпатические нервы. Такое предположение находило поддержку в утверждении некоторых гистологов, что в скелетных мышцах могут быть обнаружены безмякотные волокна, напоминающие по своему строению симпатические. Попытки дать этому факту физиологическое объяснение, предпринятые на Западе, не привели к положительным результатам, так как авторы исходили в своих опытах из неправильных предпосылок. Об этих попытках Орбели не знал в силу оторванности советской физиологии в то время от зарубежной науки. Он пошел своим самостоятельным путем, опираясь на изложенные выше соображения. Если симпатические нервы действительно являются трофическими нервами скелетных мышц, рассуждал он, то влияние их должно обнаружиться в условиях мышечной деятельности, а не в состоянии покоя. Экспериментальную проверку этого предположения Орбели поручил своему молодому помощнику А. Г. Гинецинскому, тогда студенту 1-го Медицинского института. Чтобы добиться результатов как руководителю, так и ученику пришлось проявить немало экспериментальной изощренности. Факты полностью подтвердили гипотезу Орбели. Если раздражением двигательных корешков заставить икроножную мышцу лягушки длительно ритмически сокращаться и на фоне развивающегося утомления раздражать симпатический нерв, то сокращения мышцы заметно усилятся. Это явление прочно вошло в учебники и известно физиологам как феномен Орбели—Гинецинского. Увеличение сокращений мышцы при неизменном раздражении двигательных волокон могло быть объяснено только изменением ее функциональных свойств. Орбели назвал такое влияние симпатического нерва адаптационным. В основе его лежат тонкие изменения химических и физико-химических процессов, протекающих в мышцах. Меняются также и некоторые их физические свойства. Наличие таких изменений было показано Е. М. Крепсом, А. В. Лебединским, Н. И. Михельсон и другими сотрудниками Л. А. Орбели. Симпатический нерв оказывает, таким образом, на мышцу наряду с адаптационным влиянием и трофическое. Оба рода воздействий, по существу, неразделимы, и поэтому Орбели обозначил совокупность их как адаптационно-трофическое влияние.

Доказав, что симпатические нервы оказывают действие на скелетную мускулатуру, Орбели в корне изменил господствовавшее в физиологии представление о функциональном значении соматической и вегетативной нервных систем. Он показал, что дело вовсе не в разделении сфер влияния, а в различном характере оказываемого ими действия.

Дальнейшие изыскания Орбели и его сотрудников привели к еще более оригинальным и смелым обобщениям. Было показано, что симпатические нервы оказывают адаптационно-трофическое влияние не только на вегетативные органы — почки, сердце, пищеварительный тракт, не только на скелетную мускулатуру, но и на органы чувств и даже саму центральную нервную систему. Опыты, выполненные А. В. Тонких, одной из старейших сотрудниц Орбели, показали, что симпатические нервы изменяют рефлекторную деятельность спинного мозга и что это изменение следует толковать как проявление их адаптационно-трофического влияния. Было, далее, показано, что такого же рода влияния симпатические нервы оказывают и на головной мозг (Э. А. Асратян).

Многочисленные факты, накопленные Орбели и его сотрудниками, привели к убеждению, что функция симпатической нервной системы заключается в ее адаптационно-трофическом влиянии на все органы тела. Можно, следовательно, говорить о ее универсальной адаптационно-трофической функции. Тем самым была решена задача о роли симпатических нервов в организме — задача, волновавшая ученых с тех пор, как эти нервы были открыты. Вместе с тем была в большой мере раскрыта другая тайна. Орбели, говоря словами Павлова, решил «почти столетнюю загадку о так называемой трофической иннервации».[6]

Второй проблемой, которая привлекала в то время внимание Орбели, является проблема спинномозговых координаций.

И к этой проблеме Орбели подошел как продолжатель Павлова и как убежденный сторонник эволюционной идеи. Он попытался понять, каким образом возникают сложные спинномозговые рефлекторные акты. Орбели исходил при этом из взгляда Шеррингтона и Павлова, что всякий рефлекторный акт является результатом координированного взаимодействия двух основных нервных процессов — возбуждения и торможения. Павлов показал, каким образом в течение индивидуальной жизни возникают новые условные рефлексы. Прежде чем окончательно сформироваться, они проходят определенные стадии развития. Первоначально они носят обобщенный характер и лишь постепенно, благодаря превалированию в определенных пунктах коры мозга тормозного процесса над возбудительным, они как бы оттачиваются и принимают свою окончательную форму. Аналогичные стадии проходят, по мысли Орбели, и спинномозговые координации с тем существенным отличием, что условные рефлексы весь свой цикл совершают в течение короткого отрезка времени при жизни особи, а спинномозговые рефлексы высших животных создавались факторами эволюции на протяжении многих и многих веков.

И действительно, многие низшие животные отвечают на любое раздражение диффузной реакцией. Такого рода нервная деятельность может быть обнаружена, например, у кишечнополостных. Лишь благодаря вмешательству тормозного процесса из этой диффузной нервной деятельности стала постепенно создаваться координированная рефлекторная деятельность современных высших животных. Такой же путь проходит функция центральной нервной системы и в онтогенезе. Это предположение было впоследствии полностью подтверждено эмбриофизиологическими исследованиями, выполненными под руководством Орбели (А. А. Волохов). Но в 20-х годах, о которых идет сейчас речь, смелая гипотеза Орбели опиралась лишь на несколько одиночных фактов, описанных в литературе.

---

[6] Рукописные материалы И. П. Павлова в Архиве Академии наук СССР. Труды Архива АН СССР, в. 8, 1949, стр. 102—103.

Однако наряду с данными, почерпнутыми из сравнительной и эмбриональной физиологии, Орбели мог привести и результаты собственных опытов, которые по остроумию замысла, убедительности и широте вытекающих из них выводов должны быть отнесены к классическим. Мы имеем в виду исследование, опубликованное Орбели совместно с К. И. Кунстман в 1924 г. В этом исследовании Орбели исходил из мысли, что не только у низших животных и эмбрионов нервная деятельность носит диффузный характер, но и у высших животных и человека всякое возбуждение распространяется по всей центральной нервной системе. Оно, однако, не проявляется вовне, так как повсюду, за исключением строго ограниченных пунктов, оно встречает процесс торможения, превосходящий его по силе. Этот процесс торможения возникает вследствие непрерывного потока импульсов с периферии. Следовательно, если, например, одну из конечностей лишить центростремительной иннервации, то в центрах, управляющих ее движениями, такой тормозной процесс не будет развиваться и любое пришедшее сюда возбуждение будет вызывать движение лапы. Действительно, как показали опыты Орбели и Кунстман, деафферентированная конечность собаки почти все время находится в деятельном состоянии. Когда, например, в ответ на неожиданный стук животное вздрагивает и мускулатура всего тела едва сокращается, конечность, лишенная чувствительной иннервации, проделывает движения большого размаха. При каждом дыхательном акте она производит движение в такт дыханию.

В этих опытах, как и в исследованиях, посвященных симпатической нервной системе, Орбели проявил себя как выдающийся экспериментатор, умеющий, исходя из смелых теоретических предположений, найти нужную форму опыта и с блестящим мастерством разрешить поставленную перед собой задачу.

Стремление Орбели глубже постичь физиологическую природу координации двигательных актов нашло свое отражение и в других исследованиях. Особенно большое внимание уделял Орбели в 20-е годы, о которых идет сейчас речь, физиологической роли мозжечка. Этот вопрос глубоко интересовал ученого и во все последующие годы, и в настоящее время нельзя себе представить серьезный труд о мозжечке, в котором не был бы отражен ценный вклад, внесенный Орбели и его сотрудниками в данный раздел физиологии.

Рассматривая двигательные координации с эволюционной точки зрения, Орбели не смог не столкнуться с вопросом большого принципиального значения, как возникают в процессе развития животного мира и на протяжении индивидуальной жизни высших животных и особенно человека все новые и новые координации. Павлов показал, какую огромную роль играет в этом процессе кора головного мозга. Она, во-первых, связывает готовые двигательные акты с новыми условными раздражителями, а во-вторых, при ее посредстве возникают новые формы движений, которые для данного вида не являются врожденными. Это особенно относится к человеку с его многообразными проявлениями трудовой деятельности.

На создании новых двигательных актов покоится и физическая культура. Для Орбели, читавшего в то время лекции по физиологии в Институте физического образования им. П. Ф. Лесгафта, была совершенно ясна практическая значимость изучаемого им важного теоретического вопроса: как же создаются новые координированные двигательные акты? Была бы кора головного мозга в состоянии создавать их, если бы старые, врожденные акты не подавлялись? Особенным препятствием являлись бы про-

приоцептивные рефлексы, неизбежно дающие о себе знать при каждом движении. На основании выполненных Орбели и его сотрудниками исследований он пришел к заключению, что функция подавления врожденных проприоцептивных рефлексов выполняется мозжечком. В этом отношении мозжечок является как бы пособником коры головного мозга. При удалении его проприоцептивные рефлексы приобретают такую силу, что всякий координированный двигательный акт является до крайности затрудненным. Изучение физиологической роли мозжечка, выполненное Орбели и его сотрудниками — Л. Г. Ворониным, А. М. Зимкиной, А. М. Алексаняном и др., совершенно по-новому осветило функцию этого органа. Оно позволило также по-новому истолковать классические симптомы заболевания мозжечка — атонию, атаксию и астазию. Исследованиями Орбели и его сотрудников было, далее, показано, что мозжечок играет важную роль также в регуляции вегетативных функций. Все вместе взятое создало совершенно новое представление о функции мозжечка.

Наряду с приведенными выше исследованиями в физиологических лабораториях 1-го Медицинского института и Научного института им. П. Ф. Лесгафта в начале 20-х годов под руководством Орбели проводились и другие эксперименты. Важное место среди них занимали опыты по физиологии почечной деятельности. И в этих опытах Орбели проявил себя как талантливый продолжатель Павлова, провозгласившего «оперативную изобретательность» приемом физиологического мышления. Усовершенствовав павловскую операцию выведения мочеточников, Орбели сделал возможным раздельное собирание мочи, образующейся в каждой из почек. Это позволило изучать в хроническом эксперименте целый ряд коренных вопросов, относящихся к нервной и гормональной регуляции почечной деятельности (Л. Г. Лейбсон, А. А. Данилов, А. А. Михельсон и др.).

Опыты по мочеотделению привели Орбели и его сотрудников к еще одной важной области исследования — к разработке проблемы боли. Давно было известно, что у животного и человека, испытывающих сильную боль, прекращается отделение мочи, однако физиологический механизм этого явления толковался неправильно. В лабораториях Орбели была проведена серия исследований, давшая возможность по-новому осмыслить болевую анурию. Было показано, что в основе ее лежит не сужение почечных сосудов вследствие возбуждения вазоконстрикторов и выделения адреналина, как полагали ранее; этот фактор играет лишь незначительную роль в ее осуществлении; главное значение имеет усиленная секреция под влиянием боли антидиуретического гормона гипофиза. Было, далее, показано, что тот же эффект может быть получен условнорефлекторным путем: любой индифферентный раздражитель может вызвать прекращение или уменьшение мочеотделения, если он совпадает во времени с действием болевого агента. Было, наконец, установлено, что болевая анурия — лишь частный случай сложной перестройки организма, происходящей под влиянием повреждающих факторов и осуществляемой при активном участии симпатической нервной системы и желез внутренней секреции.

Трудно переоценить значение проблемы боли для медицины. Само слово «болезнь» указывает на родство этих понятий. Боль предупреждает организм о грозящей опасности и мобилизует его резервные силы, но вместе с тем боль заставляет страдать и, будучи чрезмерной, может привести к гибели. Вполне понятен поэтому интерес, который издавна проявляли к проблеме боли врачи.

Вполне ясно также, что Орбели, который никогда не оставался равнодушным к интересам практических врачей, не мог пройти мимо этой жгучей медицинской проблемы. Он возвращался к проблеме боли не раз и в последующие годы, причем подходил к ней с различных позиций. Его глубоко интересовал неврологический аспект проблемы. Каковы рецепторные приборы, раздражение которых приводит к возникновению болевых ощущений? Каков ход возбуждения внутри центральной нервной системы при болевых стимулах? Какова природа иррадиации боли при заболевании внутренних органов? Все эти, а также многие другие невыясненные вопросы, относящиеся к проблеме боли, волновали Орбели и побуждали его искать ответа в многообразных опытах, выполнявшихся им самим или кем-либо из его учеников.

Широкий охват вопросов, принципиальная значимость их и умелое их разрешение воодушевляли молодых физиологов, группировавшихся вокруг Орбели, создавали в его лабораториях обстановку научного энтузиазма. С утра до позднего вечера, иногда лишь с коротким перерывом на несколько ночных часов, велись здесь разнообразные опыты. В первые годы после гражданской войны приходилось работать в очень трудных условиях еще неналадившейся научной жизни, без достаточного лабораторного оборудования, без всякой технической помощи, на собаках и кошках, доставленных самими экспериментаторами или купленных на их скудные средства. И тем не менее в лабораториях царило настроение подъема, всех объединяло желание посильно участвовать в осуществлении увлекательных замыслов своего выдающегося руководителя. Тщательно отрабатывалась методика, добросовестно регистрировались факты, критически осмысливались результаты. И с каждым из участников этого недавно родившегося, но уже крепкого научного коллектива Орбели делился своим экспериментальным опытом, богатыми знаниями. Он внимательно знакомился с результатами каждого эксперимента и часто сам принимал в опытах непосредственное участие. Большинство животных, предназначенных для хронических опытов, оперировал он сам.

Проводя обширные научные исследования в различных областях физиологии, Орбели вместе с тем продолжал вести энергичную преподавательскую деятельность в 1-м Медицинском институте, Институте физического образования им. П. Ф. Лесгафта и в Военно-медицинской академии. В 1925 г. он оставил Институт физического образования. В этом году И. П. Павлов покинул Военно-медицинскую академию и рекомендовал ученому совету избрать на освободившуюся должность своего талантливого ученика. Эта рекомендация Павлова была принята и, согласно постановлению конференции Военно-медицинской академии, Орбели был назначен на должность начальника Кафедры физиологии, которую он возглавлял до 1950 г.

В 1930 г. он перенес сюда всю преподавательскую деятельность, отказавшись от кафедры 1-го Медицинского института.

Избрание Орбели профессором физиологии Военно-медицинской академии умножило число его сотрудников и учеников. Вместе с тем оно значительно расширило круг вопросов, разрабатываемых его школой. Так, многостороннему физиологическому анализу подверглась деятельность органов чувств.

Несмотря на то, что изучение центральной нервной системы было поднято И. М. Сеченовым и И. П. Павловым на большую высоту, физиологии органов чувств в России не уделялось должного внимания. Орбели сразу же по вступлении на путь науки направил свои шаги к овладению

этой важной отраслью знания. Его докторская диссертация наглядно показала, как много может дать изучение органов чувств для проникновения в функцию головного мозга. Уже указывалось, что в лаборатории Геринга Орбели ближе познакомился с современными методами изучения органа зрения и что по возвращении из заграничной командировки он стал читать слушателям Военно-медицинской академии самостоятельный курс по физиологии органов чувств. Естественно поэтому, что, когда Орбели в 1925 г. стал во главе Кафедры физиологии Военно-медицинской академии, он широко развернул там работы по этому разделу физиологии. Наряду с детальным изучением отдельных рецепторных аппаратов Орбели поставил на повестку дня такую важную проблему, как взаимодействие афферентных систем. В ряде работ, выполненных им и его учениками, было показано, как сильно меняется эффект раздражения рецепторов одного рода при одновременном или предварительном раздражении рецепторов другого рода. Побочные импульсы могут суммироваться с основными и вести к их усилению. Они могут оказывать и обратное влияние. Процесс взаимодействия афферентных систем играет, в частности, большую роль при возникновении болевых ощущений. Импульсы, идущие из других рецепторов, умеряют эти ощущения. Большое внимание уделял Орбели также взаимодействию двух форм кожной чувствительности — более грубой, протопатической, и более тонкой, эпикритической. Детально изучался в стенах Военно-медицинской академии вопрос о влиянии симпатических нервов на функцию рецепторов (А. В. Лебединский и др.). Эти работы являются частью более общей проблемы, в разработку которой Орбели и его ученики внесли особенно ценный вклад, — проблемы взаимоотношений между анимальной и вегетативной нервными системами.

Все работы, выполнявшиеся на Кафедре физиологии Военно-медицинской академии, представляют большой теоретический интерес. Вместе с тем они отличаются ярко выраженной практической направленностью. Это относится в равной мере как к работам по физиологии нервной системы и органов чувств, так и к исследованиям, выполненным в других областях физиологии. Основным объектом изучения кафедры стал человек, поставленный в силу особенностей его работы в необычные условия. Жизнь требовала ответа на многочисленные вопросы, возникавшие в связи с развитием новой техники и появлением новых форм военной и гражданской трудовой деятельности.

Ярким примером научного решения вопросов, возникших в связи с запросами практики, являются исследования Орбели и его сотрудников в области глубоководных спусков. Несмотря на то, что физиология конца прошлого века и начала двадцатого подвела под водолазное дело научную основу и значительно уменьшила опасность работы под водой, все же практика настоятельно требовала дальнейшего усовершенствования этого дела. Глубины, на которые водолазы могли опускаться без опасности для жизни, были недостаточны, пребывание на грунте слишком кратковременно, а время подъема чрезвычайно велико.

По инициативе Экспедиции подводных работ особого назначения (ЭПРОН) на Кафедре физиологии Военно-медицинской академии были начаты в 1930 г. под руководством Орбели исследования, имевшие целью усовершенствование водолазного дела. Первоначально в них принимало участие лишь несколько человек, из которых следует упомянуть сотрудников кафедры Е. М. Крепса и С. И. Прикладовицкого, а также врача ЭПРОН К. А. Павловского. Но постепенно работа все более и более расширялась, в нее втягивались все новые и новые силы. Под председатель-

ством Л. П. Орбели была создана постоянная Комиссия по аварийно-спасательному делу ВМС. Для решения задач, стоящих перед комиссией, а также задач, связанных с воздушными полетами, была организована при Кафедре физиологии специальная баролаборатория, богато оборудованная необходимыми установками. Неоценимую помощь Л. А. Орбели при создании баролаборатории оказал М. П. Бресткин, вложивший в это дело большой труд и незаурядный организаторский талант. Интенсивная работа в баролаборатории и целый ряд морских экспедиций, в которых Орбели принимал деятельное участие, привели к тому, что советские водолазы значительно перекрыли глубины погружения в мягком скафандре, достигнутые в других странах, и к 1947 г. установили мировой рекорд.

Здесь нет возможности даже коротко останавливаться на других направлениях исследований Кафедры физиологии ВМА, имевших целью решение задач, поставленных перед физиологией жизнью. В 30-х годах из-под пера Орбели выходят такие труды, как «Важнейшие проблемы физиологии и их значение для Красной Армии». Он редактирует сборник «Вопросы медицинского обеспечения воздушного флота». Им составляется «План научно-исследовательской работы по вопросу о влиянии стратосферных условий на организм человека и животных». Совместно с сотрудниками кафедры он изучает механизм гибели при электротравме.

Эту важную линию исследований, проводимых ради сохранения здоровья советских граждан и повышения обороноспособности страны, Орбели продолжал и во все последующие годы своей жизни.

В 1929 г. по инициативе дирекции Ленинградского института охраны здоровья детей и подростков Орбели организует первую в Советском Союзе, а быть может и в мире, Лабораторию возрастной физиологии. Перед лабораторией, в организации которой автору этих строк довелось принимать непосредственное участие, была поставлена задача изучать физиологические особенности детей разного возраста, с одной стороны, а с другой — проводить экспериментальное изучение онтогенеза функций.

Вскоре это направление исследований Орбели значительно расширяется. По инициативе А. М. Горького и Л. Н. Федорова в 1932 г. в Москве создается Всесоюзный институт экспериментальной медицины. Л. А. Орбели принимает в организации его активное участие. Он создает отдел, предназначенный для разработки новой, рожденной его творческой мыслью отрасли физиологии, — Отдел эволюционной физиологии, состоящий из ряда лабораторий.

Как отмечалось выше, Орбели с первых шагов самостоятельной научной деятельности применял эволюционный принцип к решению важнейших задач физиологии. Созданием Отдела эволюционной физиологии ученый положил начало систематическому изучению эволюции функций. Свой взгляд на пути, по которым должно следовать такое изучение, он изложил впервые в статье, опубликованной в 1933 г. в журнале «Природа». Знаменательно, что статья эта была опубликована в номере, посвященном пятидесятилетию со дня смерти Карла Маркса. Исторический подход ко всем без исключения явлениям — одно из основных требований марксизма, и то, что эволюционная физиология возникла именно в нашей стране, объясняется в большой мере господством в Советском Союзе методологии диалектического материализма.

В статье, о которой идет речь, Орбели наметил три метода изучения эволюции функций: 1) изучение их в онтогенезе; 2) изучение в филогенезе; 3) изучение при специально созданных в эксперименте условиях,

когда связь органа с высшими координационными механизмами нарушена или произведено разобщение низших механизмов интеграции от высших. В этих условиях происходит сложная регрессивная перестройка деятельности органов, приводящая в конце концов к такому типу функционирования их, который свойствен более ранним этапам эволюции. Такая же сложная регрессивная перестройка может происходить и под влиянием некоторых патологических процессов, нарушающих деятельность высших интеграционных механизмов или разобщающих низшие центры от высших. Поэтому изучение функций нервной системы при некоторых заболеваниях ее может также служить одним из способов проникновения в тайны эволюции функций. Сопоставление результатов, полученных при посредстве всех перечисленных методов исследования, и дает возможность физиологу восстановить эволюционное прошлое той или иной функции и установить впоследствии общие законы функциональной эволюции организма.

Плодотворность эволюционного принципа в физиологии была доказана всеми последующими исследованиями Орбели и его школы. Идеи его нашли также благоприятную почву и в других лабораториях Советского Союза и за рубежом.

В 1934 г. вышла в свет книга Орбели «Лекции по физиологии нервной системы», подводящая итог его многолетним трудам и излагающая его научные взгляды. Книга заслужила высокую оценку научной общественности и после переиздания, в 1941 г., была удостоена Сталинской премии 1-й степени. В 1937 г. за работы по физиологии симпатической нервной системы Президиум Академии наук наградил Орбели премией имени И. П. Павлова.

Возрастающая научная активность Орбели проявлялась не только в широком размахе его научных исследований, но и в многообразной научно-общественной деятельности. В 1930 г. он избирается заместителем председателя, а в 1932 г. — председателем Ленинградского общества физиологов им. И. М. Сеченова и руководит им в течение пятнадцати лет. Многие годы Л. А. Орбели был также председателем Правления Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов и возглавлял редколлегию «Физиологического журнала СССР». В 1931 г. Орбели избирается членом-корреспондентом Академии наук СССР, и с этого времени он неизменно принимает активное участие в научно-организационной деятельности академии, в частности, он участвует в Комиссии по планированию науки во второй пятилетке. Орбели составляет проблемный план по физиологическим дисциплинам. В 1934 г. он организует в Москве при Академии наук СССР новое физиологическое учреждение — Лабораторию физиологии животных, которая вскоре влилась в руководимые Орбели ленинградские институты. В том же году Постановлением ЦИК СССР Орбели присваивается знание заслуженного деятеля науки. В 1935 г. Академия наук СССР избирает его своим действительным членом.

Научная деятельность Орбели находит признание также и за рубежом. В 1930 г. он избирается членом-корреспондентом Парижского биологического общества, а в 1931 г. — членом одной из старейших научных организаций Германии — Всегерманской Леопольдино-Каролинской академии естествоиспытателей (в г. Галле). Впоследствии он избирается почетным членом Лондонского физиологического общества, иностранным членом Французской Академии медицины, почетным членом Нью-Йоркской Академии медицины, почетным членом Румынской Академии медицины, почетным доктором Карлова Университета в Праге.

В 1935 г. впервые в истории физиологической науки международный съезд физиологов созывается в нашей стране. Во главе организационного комитета становится «старейшина физиологов мира» И. П. Павлов. Заместителем его назначается Орбели, на которого ложится основное бремя организации съезда. К нему в предсъездовскую пору тянутся нити от правительственных органов, секретариата съезда, многочисленных комиссий.

В 1936 г. физиологическая наука Советского Союза и всего мира понесла тяжелую утрату. Скончался признанный патриарх ее — И. П. Павлов. На долю учеников его выпал почетный и вместе с тем ответственный долг — продолжать дело великого учителя.

Академия наук и дирекция ВИЭМ поручают Орбели руководство двумя крупнейшими научными центрами, созданными И. П. Павловым,— Физиологическим институтом Академии наук СССР и Физиологическим отделом Всесоюзного института экспериментальной медицины с Биостанцией в Колтушах.

Через год Орбели передает заведование Физиологическим отделом ВИЭМ П. С. Купалову — одному из старейших сотрудников И. П. Павлова, а сам переносит всю свою работу по ВИЭМ на Биостанцию в Колтушах, куда переводит также созданный им Отдел эволюционной физиологии. Таким образом, в Физиологическом институте им. И. П. Павлова АН СССР и на Биологической станции ВИЭМ в Колтушах слились две мощные научные школы — Павлова и Орбели, объединившие свои усилия в борьбе за дальнейший прогресс физиологической науки.

Поистине грандиозен размах научных исследований, проводившихся под руководством Орбели в двух названных учреждениях.

В Физиологическом институте им. И. П. Павлова, в лаборатории давнего сотрудника института В. В. Строганова продолжалась разработка вопросов физиологии высшей нервной деятельности при помощи классического метода условных рефлексов. Вместе с тем Орбели и его сотрудники широко использовали богатый арсенал других физиологических методов исследования. С успехом применялся электрофизиологический метод изучения функций нервной системы. На большую высоту было поднято изучение органов чувств (лаборатория Г. В. Гершуни). Исходя из своих воззрений на функцию автономной нервной системы, Орбели поставил перед физиологией высшей нервной деятельности совершенно новую задачу: выяснить, каким образом отражаются на высших проявлениях деятельности мозга влияния, исходящие из низших отделов нервной системы. Большое внимание уделял Орбели влиянию подкорковых центров на функциональное состояние коры головного мозга. Эта сторона учения о высшей нервной деятельности до него изучалась недостаточно, хотя Павлов неоднократно подчеркивал значение подкорковых центров для образования и течения условных рефлексов. Выясняя роль низших отделов центральной нервной системы в многообразных проявлениях высшей нервной деятельности, Орбели на много лет опередил физиологов Запада, уделяющих этой роли и особенно роли неспецифической ретикулярной формации такое большое внимание в наши дни. Не остались вне поля зрения Орбели и другие экстракортикальные факторы, оказывающие на условнорефлекторную деятельность мозга существенное влияние, факторы эндокринной природы, факторы питания. Такой всесторонний подход к высшей нервной деятельности дал возможность Орбели и его сотрудникам понять многие стороны ее, остававшиеся ранее неясными.

Наряду с высшей нервной деятельностью в Физиологическом институте им. И. П. Павлова изучались и другие функции организма. При этом каждый из старших учеников Орбели развивал теперь ту или иную сторону его многогранных научных воззрений. Достижения отдельных лабораторий синтезировались коллективной мыслью института, питаемой щедрыми идеями его руководителя. Функция вегетативных нервных центров успешно изучалась в лаборатории А. В. Тонких. Функциональные свойства нервно-мышечного прибора на различных этапах эволюции интенсивно исследовались А. Г. Гинецинским и сотрудниками его лаборатории, которые подкрепили и развили концепцию Орбели о меняющейся в ходе эволюции иннервации мускулатуры. Эволюция ферментных систем изучалась в лаборатории Е. М. Крепса. Е. А. Моисеевым выяснялась связь микроструктуры и функции. И много других важных вопросов разрабатывалось опытным научным коллективом, объединившимся вокруг выдающегося ученого.

Не менее энергично велась работа в другом институте, руководимом Орбели — в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова в Колтушах. Институт этот возник на базе Биостанции ВИЭМ. Задачи, поставленные первоначально перед Биостанцией Павловым, вскоре после того, как во главе ее стал Орбели, оказались настолько расширенными, что в 1939 г. было признано целесообразным выделить Биостанцию в самостоятельный институт, который в дальнейшем вошел в состав Академии медицинских наук. Биостанция в Колтушах была создана Павловым сначала для того, чтобы, приблизив собак к естественным условиям жизни, лучше понять роль генетических факторов и условий среды в формировании у них типологических особенностей нервной системы. Наряду с этим Павлова издавна интересовала проблема происхождения и развития условнорефлекторной деятельности как важнейшей приспособительной функции животных и человека. В 20-х годах его сотрудниками выяснялась возможность образования временных связей у рыб (Ю. П. Фролов) и асцидий (Е. М. Крепс). Когда в распоряжение Павлова были предоставлены две человекообразные обезьяны, он, естественно, занялся изучением условнорефлекторной деятельности у этих непосредственно примыкающих к человеку представителей животного мира. Эта работа также была сосредоточена в Колтушах. Таким образом, к моменту, когда руководство Биостанцией принял Л. А. Орбели, там были две лаборатории — Лаборатория генетики высшей нервной деятельности и Лаборатория по изучению высшей нервной деятельности антропоидов.

Обе эти линии исследований прежде всего и укрепил Орбели. Вопросы генетики интересовали Павлова не только с точки зрения формирования типологических особенностей высшей нервной деятельности. По мысли Павлова, условные рефлексы, вырабатываемые на протяжении многих поколений, могут в конце концов перейти в безусловные. Для проверки этого предположения в павловском отделе в Институте экспериментальной медицины были начаты специальные исследования на мышах. Однако они были методически весьма несовершенны и не могли дать ответ на волновавший Павлова вопрос. Для решения его один из старейших сотрудников И. П. Павлова — Е. А. Ганике — разработал весьма тонкую методику изучения условнорефлекторной деятельности у мышей. После смерти Павлова Ганике перенес свою работу на Биостанцию в Колтушах. Благодаря этому линия генетических исследований, начатых при Павлове, была сосредоточена в одном учреждении, что давало возможность раз-

рабатывать ее более плодотворно. Кроме того, Орбели укрепил эту линию привлечением сведущего генетика Р. А. Мазинг, которая предприняла опыт изучения наследования поведения у насекомых, используя для этой цели классический объект генетики — плодовую мушку.

Эволюционное изучение высшей нервной деятельности, проводившееся в Колтушах при Павлове только на человекообразных обезьянах, было также значительно расширено. Сначала усилиями Ю. А. Васильева, а затем талантливого орнитолога А. Н. Промптова была создана Лаборатория по изучению высшей нервной деятельности птиц. Такое изучение является весьма важным для правильного понимания соотношения врожденных и приобретенных рефлексов в поведении животных. Изучалось в новом институте и поведение насекомых — С. И. Малышевым, а в последующие годы также Л. Е. Аренсом.

Разрабатывался в Институте эволюционной физиологии и целый ряд общих вопросов высшей нервной деятельности, без понимания которых нельзя было решать задачи, стоящие перед институтом. В частности, серьезное внимание уделялось упомянутому выше вопросу о роли экстракортикальных факторов в высшей нервной деятельности. Выяснялась также роль коры головного мозга в возникновении патологических процессов. Эту работу перенесла в Колтуши из Института экспериментальной медицины М. К. Петрова — одна из старейших сотрудниц Павлова.

Энергичная работа велась на колтушской почве в лабораториях, переведенных сюда из города вместе с Отделом эволюционной физиологии ВИЭМ. Познать эволюцию высших проявлений нервной деятельности можно только обладая достаточными знаниями о развитии низших ее проявлений. Поэтому большое место в плане нового института занимало изучение функций различных отделов центральной и вегетативной нервной системы в онто- и филогенезе (А. А. Волохов, А. М. Алексанян, А. В. Войно-Ясенецкий, О. А. Михалева, Г. И. Цобкалло и др.). Изучалась биохимия развивающейся нервной системы (Е. М. Крепс и сотрудники). Исследовалась эволюция нервно-мышечного прибора (А. К. Воскресенская). Но развитие нервной системы совершается не изолированно, а в постоянном взаимодействии с остальными частями организма. Поэтому изучались и другие стороны жизнедеятельности развивающегося организма: обмен веществ, эндокринные функции (Л. Г. Лейбсон, С. М. Дионесов) и т. д.

Изучение эволюции высшей нервной деятельности в Колтушском институте шло не только вниз по биологической лестнице, но и вверх — к высшей ступени эволюционного процесса, к человеку. В состав института входила специальная лаборатория, задачей которой было изучение высшей нервной деятельности человека (Ф. П. Майоров). Но этим дело не ограничивалось. Характерной чертой творчества Л. А. Орбели, как и его учителя И. П. Павлова, являлось неизменное стремление использовать достижения научной мысли на практике. Кроме того, согласно взглядам Орбели, изучение нервных и психических заболеваний является одним из путей познания эволюции функций нервной системы. Поэтому в состав института были включены две клиники — нервных болезней и психиатрическая.

Таким образом, эволюционный принцип был всесторонне применен в Колтушах в изучении всех звеньев нервной системы животных и человека.

Как видно из сказанного, Орбели с 1936 г. руководил четырьмя мощными научными коллективами — Кафедрой физиологии ВМА, Физиоло-



И. П. Павлов и Л. А. Орбели с группой сотрудников на Кафедре физиологии Военно-медицинской академии в день юбилея служителя лаборатории Сергея Игнатьевича Николаева. 1927 г.



гическим институтом им. И. П. Павлова АН СССР, Институтом эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности в Колтушах и Физиологическим отделом Научного института им. П. Ф. Лесгафта. Хотя перед каждым из этих коллективов стояли свои собственные задачи, не следует думать, что они работали независимо друг от друга и жили разобщенно. Нет, вокруг Орбели объединилась действительно могучая научная школа, насчитывающая в своем составе несколько сот научных работников, научная школа, выпестованная, ведомая и вдохновляемая им. Вряд ли в истории науки можно назвать другую такую многочисленную и сплоченную научную школу. Как правило, центробежные силы, естественно возникающие по мере приобретения учениками собственного опыта, разрушают организационное единство школы. В отношении же школы Орбели можно сказать, что центростремительные силы всегда брали верх над центробежными. Почти все старые ученики Орбели, даже те, которые вполне созрели для самостоятельной научной работы, предпочитали оставаться в его орбите и своими знаниями и опытом помогать своему учителю развивать его богатые научные идеи. Конечно, притягательная сила Орбели покоилась не только на величии его научных идей, не только на его организаторском таланте, но и на покоряющем обаянии его личности, на его глубокой человечности и высокой гражданственности.

Разразившаяся Великая Отечественная война не могла не прервать многих исследований, проводившихся в учреждениях, руководимых Орбели. Однако она не ослабила напряженного пульса жизни этих учреждений. В эту грозную пору все усилия коллектива были, понятно, направлены на решение трудных задач, выдвинутых войной.

Научная и научно-организационная деятельность Орбели приняла в годы войны огромный размах. Академия наук избирает его одним из своих вице-президентов и возлагает на него многочисленные обязанности по руководству научной жизнью страны в суровых условиях военного времени. При этом он остается на посту академика-секретаря Отделения биологических наук, на который был избран в 1939 г. Командование Советской Армии назначает его начальником Военно-медицинской академии. Только что созданная Академия медицинских наук избирает его своим действительным членом. Он избирается также действительным членом Академии наук Армянской ССР. С поистине неистощимой энергией руководит Орбели в эти грозные годы многолюдным коллективом своих сотрудников, рассеянных по стране — в Казани, Ленинграде, Москве, Свердловске, Самарканде. Он является членом Ученого медицинского совета при начальнике Военно-санитарного управления, он входит в состав Высшей аттестационной комиссии при СНК СССР и многих других комиссий — военных и гражданских. В эти же годы Орбели является ответственным редактором журналов: «Доклады Академии наук СССР», «Известия Академии наук СССР, серия биологическая», «Физиологический журнал СССР», «Журнал общей биологии», «Успехи современной биологии».

Вдохновенная деятельность Орбели — ученого и патриота — находит горячее признание со стороны советской общественности и высоко оценивается правительством. Он награждается многочисленными орденами. Ему присваивается высшее военно-медицинское звание генерал-полковника медицинской службы. Президиум Верховного Совета СССР удостаивает его почетного звания Героя Социалистического Труда.

Но вот солнце мира вновь засияло над Родиной. Советский народ напрягает все свои силы, чтобы в кратчайший срок восстановить разрушен-

ное социалистическое хозяйство и уверенными шагами идти вперед, к коммунизму. Ответственная задача встает в эти годы послевоенных пятилеток перед Академией наук и другими научными учреждениями страны. И, как всегда, Орбели отдает все свои силы решению этой важнейшей задачи. Он продолжает вести большую научно-организационную работу в Академии наук, руководя ее Отделением биологических наук и возглавляя Физиологический институт им. И. П. Павлова АН СССР. Он по-прежнему стоит во главе Института эволюционной физиологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова в Колтушах.

Как и раньше, Орбели руководит Кафедрой физиологии ВМА и Физиологическим отделением Научного института им. П. Ф. Лесгафта, входит в состав упомянутых выше комиссий возглавляет вновь созданные, например Комиссию по физиологической оптике при Академии наук СССР, является ответственным редактором названных журналов, стоит во главе Общества физиологов; избирается членом Ленинградского совета депутатов трудящихся.

Само собой разумеется, что такую гигантскую научную и научно-организационную работу Орбели мог осуществлять только опираясь на опытных помощников. Описание его жизни не может не быть в какой-то мере и историей его школы. Нельзя поэтому не привести здесь имена тех, кто в период военных испытаний и в послевоенные годы оказывал ему особенно большую поддержку в руководстве научным коллективом и печатными изданиями. В первую голову следует назвать А. Г. Гинецинского, А. В. Тонких, Л. Н. Федорова, А. М. Алексаняна, М. П. Бресткина, А. В. Лебединского, Н. И. Михельсон, С. М. Дионесова, Ф. Р. Дунаевского, и неизменного референта Орбели — Г. П. Цуринову.

Напряженная научная и научно-общественная работа Л. А. Орбели и возглавляемого им коллектива продолжалась с возрастающим успехом до 1948—1950 гг.

Как известно, в 1948 г. состоялась сессия Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, а в 1950 г. объединенная сессия двух академий — Академии наук СССР и Академии медицинских наук СССР. Первая сессия была посвящена проблеме наследственности, вторая — дальнейшей разработке учения И. П. Павлова. На этих сессиях деятельность Орбели как академика-секретаря Отделения биологических наук и директора двух институтов им. И. П. Павлова была подвергнута некоторыми учеными резкой и необоснованной критике. В нездоровой обстановке культа личности это привело к устранению Орбели от всех занимаемых им должностей. Ему была оставлена только лаборатория в Научном институте им. П. Ф. Лесгафта, где вокруг Орбели собралась небольшая группа его учеников.

К великой чести Л. А. Орбели, он с мужеством, достойным преклонения, перенес постигший его удар. Ни на один день он не прекращал своей научной деятельности. Несмотря на весьма ограниченные возможности, как из-за небольшого помещения, так и вследствие недостаточной обеспеченности лабораторным оборудованием и малочисленности штата, Орбели продолжал разрабатывать трудные вопросы физиологии высшей нервной деятельности, главным образом высшей нервной деятельности ребенка. Вместе с ним работали его давние ученики — М. Б. Тетяева, А. И. Бронштейн, Ф. Р. Дунаевский, А. В. Войно-Ясенецкий, Н. А. Итина, З. И. Барбашова, Е. А. Моисеев, Н. Н. Трауготт, С. Э. Беленькая и некоторые другие. Большую поддержку оказывали им руководители детских учреждений, в особенности профессор педиатрического института А. Ф. Тур.

Л. А. Орбели глубоко верил, что совершенная по отношению к нему несправедливость будет исправлена и ему будет вновь предоставлена возможность служить науке в полную меру его сил и таланта. И эта вера его не обманула. На XX съезде Коммунистической партии Советского Союза был решительно осужден культ личности со всеми его нездоровыми проявлениями. Жизнь в стране ознаменовалась новым крутым подъемом. Новые возможности открылись и для научного творчества. Президиум Академии наук СССР признал необходимым всемерно содействовать расширению научной деятельности Орбели. В 1955 г. на базе Научного института им. П. Ф. Лесгафта была открыта Лаборатория эволюционной физиологии. В 1956 г. лаборатория была преобразована в Институт эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова. В Ленинграде, на тихом Старопарголовском проспекте, расположенном вдали от центральных районов, приступили к строительству специального здания для нового института, а до окончания строительства в распоряжение Орбели была отдана часть здания бывшего Научного института им. П. Ф. Лесгафта, перешедшего в ведение Академии наук СССР.

Опять ученики и последователи Орбели смогли собраться воедино, чтобы под его руководством разрабатывать волновавшие их проблемы эволюционной физиологии.

Наряду с задачами, которые раньше стояли перед школой Орбели, перед новым институтом были поставлены и другие, в частности изучение биологического действия лучистой энергии. Этому вопросу Л. А. Орбели уделял в последние годы своей жизни большое внимание.

Мужество и благородство Орбели, так ярко проявившиеся в трудные для него годы, в еще большей степени снискали к нему уважение и любовь самых широких кругов научной общественности.

Особенно ощутимо это проявилось во время чествования Леона Абгаровича в Академии наук СССР и в Военно-медицинской академии СССР по случаю его 75-летия.

Конференц-зал Академии наук был в этот день переполнен. Он не мог вместить всех желающих. Сюда пришли ученые и студенты, врачи и педагоги, представители Советской Армии, Военно-Морского флота, Военно-Воздушных Сил. Научные деятели со всей страны съехались в Ленинград, чтобы поздравить дорогого юбиляра. Почти сто адресов и бесконечное число памятных подарков было преподнесено в этот день Орбели. Розы, в количестве соответствующем числу прожитых им лет, взращенные в «Долине цветов», на его родине, были доставлены на самолете из Еревана. Все телеграммы невозможно было зачитать. Их было получено более пятисот.

С взволнованным ответным словом выступил юбиляр. Он рассказал вкратце о своем жизненном пути. С первых дней, сказал он, ему сопутствует удача. Ему посчастливилось в том, что он принадлежит к одной из древнейших наций, на протяжении тысячелетий разрабатывающих свою культуру; что он родился в семье, где высоко ценился умственный труд и где в детях воспитывалась неотступная правдивость; что он учился в гимназии, где царила дружба между учениками разных национальностей и где вызывало гневный протест оскорбление национальных чувств кого-либо из товарищей; что сразу же по прибытии в Петербург он встретил свою будущую спутницу жизни и что семья ее стала его второй родной семьей; что он стал учеником И. П. Павлова и что в Военно-медицинской академии его приучили к биологическому, эволюционному мышлению; что в лаборатории Павлова он встретил таких прекрасных товарищей,

как В. В. Савич, И. С. Цитович и Е. А. Ганике; что ему довелось близко соприкасаться по работе с такими людьми, как Н. А. Морозов, а в президиуме Академии наук — с такими, как А. П. Карпинский, В. Л. Комаров и Г. М. Кржижановский. Особенно подчеркнул Орбели роль всего коллектива его сотрудников в достигнутых им успехах. «Все, что было сказано сегодня похвального в мой адрес, — сказал он, — я отношу целиком ко всему моему, дорогому мне, коллективу».

Глубокую благодарность выразил Орбели Коммунистической партии и Советскому правительству за широкие возможности, которые они открыли перед ним как ученым и воспитателем молодежи.

Бурной и долго не смолкавшей овацией отозвался зал на ответную речь Орбели. Искреннее восхищение большим человеком слилось в этой овации с восторженным признанием его крупных научных заслуг.

Не менее торжественно и тепло было отмечено 75-летие Орбели и в Военно-медицинской академии.

В связи с семидесятипятилетием за выдающиеся заслуги в развитии наук Л. А. Орбели был награжден еще одним, четвертым орденом Ленина.

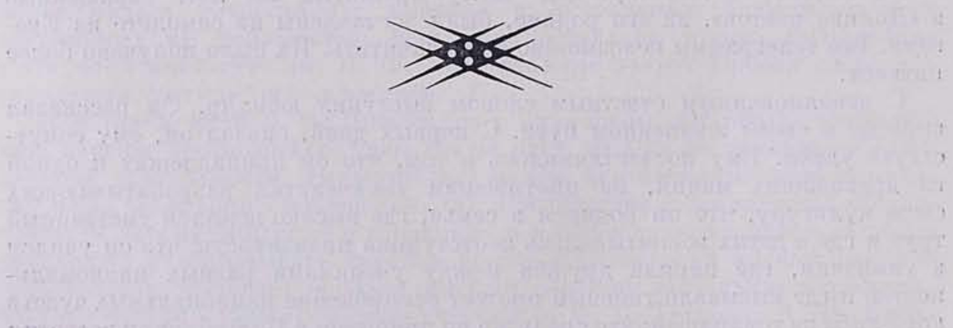
Увы! полутора лет не прошло с тех праздничных дней, как вновь в Конференц-зале Академии наук СССР, в Ленинграде, собрались представители Академии наук и других научных учреждений, общественных организаций, Советской Армии и Флота, многочисленные друзья, ученики и почитатели Орбели. Но теперь они стояли со скорбно опущенными головами перед гробом любимого ученого.

9 декабря 1958 г. Леона Абгаровича Орбели не стало. . .

Еще до юбилейных торжеств у него появились признаки сердечной недостаточности. После некоторого улучжения они стали нарастать, и вечером 9 декабря благородное сердце Л. А. Орбели перестало биться. Угасла жизнь выдающегося ученого, преданного сына своей Родины, замечательного человека.

Смерть Леона Абгаровича Орбели явилась тяжелой утратой для советской и мировой физиологии. Скорбь об ушедшем разделили национальные академии наук, многочисленные научные организации Советского Союза, а также иностранные научные общества и отдельные ученые.

Долг учеников и последователей Л. А. Орбели — развивать завещанные им научные идеи, умножать его богатое духовное наследие.



БИБЛИОГРАФИЯ[1]

ТРУДЫ Л. А. ОРБЕЛИ

1. Сравнение работы пепсиновых желез до и после перерезки ветвей блуждающих нервов. — Тр. Общ. русск. врачей в СПб., т. 71, 1903, стр. 95—108; Архив биол. наук, т. 12, в. 1, 1905, стр. 68—100.
2. Условные рефлексы с глаза у собаки. — Тр. Общ. русск. врачей в СПб., т. 74, 1907, стр. 257—275; Архив биол. наук, т. 14, в. 1—2, 1908, стр. 31—136.
3. К вопросу о локализации условных рефлексов в центральной нервной системе. — Тр. Общ. русск. врачей в СПб., т. 75, 1908, стр. 291—305.
4. Условные рефлексы с глаза у собаки. Дисс., Типогр. Акад. наук, СПб., 1908, 111 стр.
5. Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. — Pflüg. Arch., Bd. 133, 1910, стр. 341—364. (Совместно с E. Th. Brücke).
6. Die Abhängigkeit der electromotorischen Wirkungen der Froschhaut von den Eigenschaften der Ableitungsflüssigkeiten. — Zeitschr. f. Biol., Bd. 54, 1910, стр. 329—386. (При участии E. I. Orbeli).
7. Observations on the sympathetic and sacral autonomic System of the frog. — Journ. of Physiol., v. 41, 1910, стр. 450—482. (Совместно с J. N. Langley).
8. The influence of lactic acid upon the dissociation curve of blood. — Там же, стр. 355—367. (Совместно с J. Barcroft).
9. The sympathetic innervation of the viscera. — Там же, v. 40, 1910, proc., стр. LXVI—LXVII. (Совместно с J. N. Langley).
10. Über das Verhalten des Dreibildphänomens bei Reizung des Sehorganes mittels zweier bewegter verschiedenfarbiger Lichtquellen. — Pflüg. Arch., Bd. 132, 1910, стр. 600—606. (Совместно с R. Dittler).
11. Über die Herstellung gleicher Helligkeit auf ungleich gestimmten Sehfeldstellen. — Там же, стр. 338—352. (Совместно с R. Dittler).
12. Some observations on the degeneration in the sympathetic and sacral autonomic nervous system of amphibia following nerve section. — Journ. of Physiol., v. 42, 1911, стр. 113—124. (Совместно с J. N. Langley).
13. К вопросу о различении цветов собаками. — Вопросы научн. медицины, т. 1, № 5—6, 1913, стр. 513—525.
14. Материалы к учению о препилорическом (преантральном) сфинктере. — Архив биол. наук, т. 19, в. 1, 1915, стр. 1—20. (Совместно с Г. П. Хосроевым).

[1] Библиография составлена Л. Ф. Ивановой-Беклешовой при участии Э. М. Плисецкой и Г. Я. Брейдо. В библиографию не включены работы, впервые публикуемые в настоящем издании трудов.

15. Материалы к физиологии поджелудочной железы. — Там же, в. 2, 1915, стр. 156—165. (Совместно с К. М. Быковым).
16. К характеристике липазы кишечного сока. — Там же, т. 20, в. 1—2, 1916, стр. 87—112. (Совместно с М. Б. Тетяевой).
17. Отделение и свойства кишечного сока у человека. — Там же, стр. 76—86. (Совместно с В. В. Савичем).
18. Является ли желчь возбудителем секреции кишечной липазы. — Там же, стр. 55—62.
19. Вартан Иванович Вартанов. (Биографический очерк). — Русск. физиол. журн., т. 2, в. 4—5, 1919, стр. V—XIV.
20. Демонстрация собаки с деафферентированной задней конечностью. [Доклад]. — Там же, т. 4, в. 1—6, 1921, стр. 253—255. (Совместно с К. И. Кунстман).
21. К анализу действия абсента на центральную нервную систему. — Там же, стр. 251—252. (Совместно с Д. С. Фурсиковым).
22. О физиологической роли кислот. Сообщение 1. О влиянии некоторых органических кислот на расщепление монобутирина энтеролипазой. — Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 3, 1921, стр. 139—150. (Совместно с М. Б. Тетяевой).
23. Материалы к физиологии кишечных желез. — Русск. физиол. журн., т. 5, в. 4—6, 1922—1923, стр. 322—324.
24. О функциях haepato-pancreas у каракатицы (Sepia officinalis). — Там же, стр. 296—297. (Совместно с Е. И. Орбели).
25. О механизме возникновения спинномозговых координаций. — Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6, 1923, стр. 202—212.
26. О физиологической роли кислот. Сообщение 3. Об электропроводности смесей органических кислот с кишечным и панкреатическим соками. — Там же, стр. 161—165. (Совместно с А. А. Глаголевой и М. Б. Тетяевой).
27. Симпатическая иннервация скелетной мускулатуры. (Посвящается И. П. Павлову). — Там же, стр. 187—197.
28. К анализу действия абсента на центральную нервную систему. — Там же, т. 8, 1924, стр. 117—134. (Совместно с Д. С. Фурсиковым).
29. Материалы по вопросу об обезвреживании абсента веществом животных тканей. — Там же, стр. 369—373. (Совместно с А. А. Ющенко).
30. Новые данные по вопросу о симпатической иннервации поперечнополосатых мышц. — В кн.: Сборник, посвященный 75-летию акад. И. П. Павлова. Под ред. акад. В. Л. Омелянского и проф. Л. А. Орбели. Госиздат, Л., 1924, стр. 403—412.
31. О последствиях деафферентации задней конечности у собак. — Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 9, в. 2, 1924, стр. 187—195. (Совместно с К. И. Кунстман).
32. Раздельное выведение натуральных отверстий мочеточников, как метод для изучения функции почек. — Там же, т. 8, 1924, стр. 375—380.
33. Заграничные впечатления. — Наша искра, 1925, № 3, стр. 45—50.
34. Значение симпатической иннервации скелетной мышцы. — Труды 2-го Всесоюзн. съезда физиологов, изд. «Главнаука», Л., 1926, стр. 251—252.
35. Новые данные в учении о симпатической нервной системе. — Там же, стр. 16—24.
36. Новые данные в учении об автономной нервной системе. — Успехи эксперим. биол., т. 5, в. 3—4, 1926, сер. Б, стр. 169—185; Соврем. психоневрология, т. 3, в. 3, 1926, стр. 194—197.

37. Влияние адреналина на псевдомоторные (тономоторные) явления в мускулатуре языка. — Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2, 1927, стр. 33—48. (Совместно с Л. Г. Фидельгольцем).
38. Влияние раздражения симпатических и бульбарных волокон n. hypoglossi на тономоторные явления в языке собаки. — Там же, стр. 55—64. (Совместно с А. Г. Гинецинским).
39. К физиологической хирургии почек. — Вестн. хирургии, т. 9, кн. 25, 1927, стр. 42—49.
40. XII Международный съезд физиологов в Стокгольме. — Научн. работник, 1927, № 1, стр. 81—90.
41. Метод высокой перерезки n. hypoglossi для изучения влияния n. symphathici и n. hypoglossi на тономоторные явления в мускулатуре языка. — Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2, 1927, стр. 49—53. (Совместно с А. В. Тонких).
42. Об адаптационных явлениях в рефлекторном аппарате (симпатическая иннервация скелетных мышц, спинного мозга и периферических рецепторов). — Врачебн. газета, 1927, № 3, стр. 163—169.
43. Памяти Дж. Н. Лэнглея (J. N. Langley). — Медико-биол. журн., 1927, № 2, стр. 3—5.
44. Предисловие. — В кн.: Ф. Бейнбридж. Физиология мышечной деятельности. Госиздат, М.—Л., 1927, стр. 3—4.
45. J. N. Langley. In memoriam. [Доклад Л. А. Орбели]. — Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 12, в. 2, 1927, стр. 5—13.
46. Вегетативная нервная система. Физиология. — БМЭ, т. 4, 1928, стр. 507—558.
47. Методика постановки хронических опытов по изучению функции почек, принятая в Физиологическом отделе Научного института им. П. Ф. Лесгафта. — Труды 3-го Всесоюзн. съезда физиологов, изд. «Главнаука», Л., 1928, стр. 247—248. (Совместно с Э. А. Асратяном, А. А. Даниловым и А. А. Михельсон).
48. Новые данные по вопросу о симпатической иннервации поперечнополосатой мускулатуры, центральной нервной системы и периферических рецепторов. — Там же, стр. 239—240.
49. Новые данные по физиологии почек. — Там же, стр. 247.
50. О размерах кровоснабжения почек у собак. — Там же, стр. 251. (Совместно с А. А. Даниловым и А. А. Михельсон).
51. О тормозном («отрицательно-тонотропном») влиянии n. hypoglossi на «тономоторные» явления в мускулатуре языка (на феномен Vulpian—Heidenhain). [Реферат доклада]. — Там же, стр. 240. (Совместно с С. И. Гальпериным).
52. Роль симпатической нервной системы в повышении температуры при тепловом уколе. — Там же, стр. 243—244. (Совместно с А. В. Тонких).
53. Отец русской физиологии. К 100-летию со дня рождения И. М. Сеченова. — Журн. «Хочу все знать», 1929, № 15, стр. 467—469.
54. On the trophic nerves to skeletal muscles. — Bull. of Battle Greek Sanitarium and Hospital Clinic, v. 24, № 4, 1929, стр. 421—422.
55. Was erwartet die Physiologie des vegetativen Nervensystems von der Histologie. — Тр. Общ. российских физиол., 1929, № 2, стр. 6—8.
56. Впечатления от поездки в Америку. — Врачебн. газета, 1930, № 6, стр. 465—467; № 7, стр. 545—550.
57. О взаимоотношениях соматической и симпатической нервных систем. — Там же, № 3, стр. 189—195.

58. К вопросу о механизме гибели животных при электротравме в зависимости от различных направлений тока через организм. — Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 6, 1932, стр. 542—548. (Совместно с М. П. Бресткиным, А. В. Лебединским и В. В. Стрельцовым).
59. К вопросу о механизме расстройств движения после оперативного удаления мозжечка у собак. — Там же, стр. 549—556. (Совместно с К. И. Кунстман).
60. Материалы для выяснения зависимости между моторной иннервацией и тономоторным (псевдомоторным) феноменом Вюльпиана—Гейденгайна. — Там же, стр. 459—466. (Совместно с С. И. Гальпериным).
61. О влиянии йохимбина на тономоторные явления в мускулатуре языка. — Там же, стр. 467—475. (Совместно с Г. В. Гершуни).
62. Обзор учения о симпатической иннервации скелетных мышц, органов чувств и центральной нервной системы. — Там же, в. 1—2, стр. 1—22.
63. Эффекты раздражения мозжечка. — Там же, в. 6, стр. 557—572. (Совместно с А. М. Зимкиной).
64. Важнейшие проблемы физиологии и их значение для Красной Армии. — Военно-мед. журн., т. 4, в. 1, 1933, стр. 33—40.
65. Об эволюционном принципе в физиологии. — Природа, 1933, № 3—4, стр. 77—86.
66. Об эффектах ноцицептивных раздражений. — Физиол. журн. СССР, т. 16, в. 5, 1933, стр. 721—732.
67. Основные проблемы физиологии животных и человека во вторую пятилетку. — Там же, в. 2, 1933, стр. 255—272.
68. Лекции по физиологии нервной системы. Госмедиздат, М.—Л., 1934, 226 стр.
69. Нервная регуляция сердечной деятельности и кровообращения. — Труды Военно-мед. акад., сб. 1, 1934, стр. 33—45.
70. Новое в физиологии. — Журн. «Мед. работник», 1934, № 2—3, стр. 19—21.
71. О взаимоотношениях афферентных систем. — Физиол. журн. СССР, т. 17, в. 6, 1934, стр. 1105—1113.
72. О нервном и гуморальном механизмах регуляции функций. — Журн. «Социальная реконструкция и наука (СОРЕНА)», в. 8, 1934, стр. 23—32.
73. Боль и ее физиологические эффекты. Доклад на пленарном заседании XV Международного физиологического конгресса в Ленинграде. — Природа, 1935, № 12, стр. 64—70; Физиол. журн. СССР, т. 21, в. 5—6, 1936, стр. 893—900.
74. Лекции по физиологии нервной системы. Изд. 2-е, Биомедгиз, Л., 1935, 411 стр.
75. Некоторые основные вопросы проблемы боли. — Труды Военно-мед. акад., сб. 2, 1935, стр. 233—247; в кн.: Современные проблемы теоретической медицины, т. 1. Биомедгиз, М.—Л., 1936, стр. 97—117; в кн.: Советская невропсихиатрия. Сборник трудов, т. 1. Биомедгиз, Л., 1936, стр. 5—32.
76. О функциях мозжечка. — Физиол. журн. СССР, т. 19, в. 1, 1935, и Успехи соврем. биол., т. 4, в. 4—5, 1935 (объединенный выпуск к XV Международному физиологическому конгрессу 9 августа 1935 г.), стр. 255—260, на англ. языке, стр. 251—256; Природа, 1935, № 7, стр. 29—34.

77. План научно-исследовательской работы по вопросу о влиянии стратосферных условий на организм человека и животных. — Труды Всесоюзн. конфер. по изуч. стратосферы при Акад. наук СССР, 1935, стр. 585—590.
78. Предисловие. — В кн.: Работы по физиологии в изданиях Академии наук (1735—1934 гг.). Изд. АН СССР, М.—Л., 1935, стр. 3.
79. Трофическое действие. — БМЭ, т. 32, 1935, стр. 858—871.
80. The sympathetic innervation of skeletal muscles, organs of sense and of the central nervous system. Biomedgiz, L.—M., 1935, 62 стр.
81. Академик Иван Петрович Павлов. [Стенограмма доклада]. — Физиол. журн. СССР, т. 20, в. 2, 1936, стр. 199—214.
82. Академик Иван Петрович Павлов. 14 сентября 1849 г.—27 февраля 1936 г. [Некролог]. — Там же, т. 21, в. 5—6, 1936, стр. 669—670.
83. Животные с различными повреждениями центральной и периферической нервных систем. Демонстрация опытов. — Там же, стр. 1084.
84. Иван Петрович Павлов. Princeps Physiologorum mundi. — Природа, 1936, № 3, стр. 4—9.
85. Надгробная речь на похоронах И. П. Павлова. — Клинич. медицина, т. 14, № 3, 1936, стр. VI.
86. Научное творчество И. П. Павлова. Доклад на траурном заседании 27 марта 1936 г., посвященном памяти И. П. Павлова. — Успехи соврем. биол., т. 5, в. 4, 1936, стр. 567—577; Изв. АН СССР, сер. биол. наук, 1936, № 2—3, стр. 299—312.
87. О рефлекторном воздействии на псевдомоторный феномен Vulpian—Heidenhain. — Физиол. журн. СССР, т. 21, в. 5—6, 1936, стр. 728—729.
88. Памяти акад. И. П. Павлова. [Обзор научных работ]. — Журн. «Социальная реконструкция и наука (СОРЕНА)», 1936, в. 5, стр. 5—12.
89. Памяти Ивана Петровича Павлова. — Вестн. АН СССР, 1936, № 3, стр. 21—30.
90. Старейшина физиологов мира. [Акад. И. П. Павлов]. — Сов. студенчество, М., 1936, № 2—3, стр. 34—37.
91. Творческая деятельность И. П. Павлова. — Природа, 1936, № 1, стр. 46—54.
92. Условные рефлексы. — Известия, 1936, 29 февраля.
93. Влияние раздражения шейного симпатического нерва на рефлексы с каротидного синуса. Сообщение 1. — В кн.: Первое совещание Биогруппы Академии наук по физиологическим проблемам 22—24 февраля 1937 г. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1937, стр. 61—62. (Совместно с А. А. Михельсон).
94. Научное наследие акад. И. П. Павлова и перспективы его развития. — Природа, 1937, № 5, стр. 31—44.
95. Несколько практических замечаний [о вкусовых качествах пищевых продуктов и их значении для организма человека]. — За пищевую индустрию, 1937, 9 февраля, № 32.
96. Новые представления об иннервации мышц. — В кн.: Первое совещание Биогруппы Академии наук по физиологическим проблемам 22—24 февраля 1937 г. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1937, стр. 4—5.
97. О задачах совещания по физиологическим проблемам. — Там же, стр. 3—4.

98. Роль ацетилхолина в возникновении эффектов болевых раздражений. — Там же, стр. 5.
99. Физиологический институт им. акад. И. П. Павлова (Академии наук СССР). — Вестн. АН СССР, 1937, № 10—11, стр. 211—217.
100. Академик И. П. Павлов и его наследство. — Природа, 1938, № 4, стр. 34—43.
101. Вместо предисловия. — В кн.: О влиянии некоторых ядов на высшую нервную деятельность. Изд. Всесоюзн. санит.-химич. инст. Наркомздрава (ВСХИ), М., 1938, стр. 3.
102. Достижения советской физиологии за 20 лет Октябрьской революции. Доклад на торжественном объединенном заседании в честь 20-летия Октябрьской революции филиала ВИЭМ, Общ. физиологов им. И. М. Сеченова, Общ. анатомов, гистологов и эмбриологов и Общ. патологов 28 ноября 1937 г. — Архив биол. наук, т. 49, в. 3, 1938, стр. 161—168.
103. Лекции по физиологии нервной системы. Изд. 3-е, Медгиз, М.—Л., 1938, 312 стр.
104. Мозг и его работа. — Гигиена и здоровье, 1938, № 8, стр. 12—13; № 9, стр. 12—13.
105. Наследие гениального ученого. — Мед. работник, 1938, 28 февраля, № 10.
106. О перспективах развития научного наследия И. П. Павлова. — В кн.: Сборник трудов памяти акад. И. П. Павлова. Труды Военно-мед. акад., т. 17, Л., 1938, стр. 3—18.
107. О работах Физиологического института Академии наук СССР и Биостанции им. акад. И. П. Павлова. — Вестн. АН СССР, 1938, № 4, стр. 34—40.
108. Основные вопросы физиологии боли. — Вопросы нейрохирургии, т. 2, в. 4, 1938, стр. 3—12.
109. Про нервову регуляцію апарату кровообігу. — Збірник «Недостатність кровообігу», АН УРСР, Київ, 1938, стр. 53—72 (на русск., украин. и франц. языках).
110. Роль симпатической нервной системы в повышении температуры тела у животных при тепловом уколе. — Физиол. журн. СССР, т. 24, в. 1—2, 1938, стр. 249—264. (Совместно с А. В. Тонких).
111. Сон и сновидения. — Гигиена и здоровье, 1938, № 10, стр. 14.
112. Учение о боли. — В кн.: Обезболивание родов. Сборник работ. М., 1938, стр. 5—17.
113. Pain and its physiological effects. — The Sechenov Journ. of Physiology of the USSR, v. 21, № 5—6, 1938, стр. 341—346.
114. Почему нам дорог Павлов? — Большев. слово, 1939, 28 сентября, № 111.
115. Про біль. — Радяньска медицина, 1939, № 1, стр. 14—22.
116. Введение. — В кн.: И. П. Павлов, Полное собрание трудов, т 1, Изд. АН СССР, М.—Л., 1940, стр. 11—21.
117. Некоторые вопросы физиотерапии в свете современного состояния учения об автономной нервной системе. — В кн.: Теория и практика физиотерапии. М.—Л., 1940, стр. 3—12. (Труды Московск. обл. клиники физических методов лечения, т. 4).
118. Нервная система при пониженном давлении. — Сов. наука, 1940, № 10, стр. 66—71.
119. Новые представления о функциях мозжечка. — Успехи соврем. биол., т. 13, в. 2, 1940, стр. 207—219.

120. Основные задачи Института [эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова]. — Большев. слово [Всеволожск.], 1940, 15 ноября, № 140.
121. Академик И. П. Павлов и его учение. — Там же, 1941, 27 февраля, № 48.
122. Великий физиолог (к 5-летию со дня смерти академика И. П. Павлова). — Учительск. газета, 1941, 28 февраля, № 26.
123. Вопросы эволюционной физиологии. — Архив биол. наук, т. 61, в. 1, 1941, стр. 43—55.
124. К ученым всех стран. — Изв. АН СССР, ОХН, 1941, № 6, стр. 643—644. (Совместно с др.); Вестн. АН СССР, 1941, № 5—6, стр. 9—10. (Совместно с др.).
125. Нервная регуляция кровообращения. — Труды Военно-мед. акад., т. 33, 1941, стр. 5—19.
126. Новые данные о механизме регуляции функции пищеварительного аппарата. — Клинич. медицина, т. 19, № 6, 1941, стр. 3—8.
127. Освоение и развитие павловского научного наследства. — Правда, 1941, 27 февраля, № 57.
128. Актуальные проблемы биологии. — Учительск. газета, 1942, 25 июня, № 26.
129. Биология и война. Доклад на общем собрании АН СССР 7 мая 1942 г. — Вестн. АН СССР, 1942, № 5—6, стр. 77—85; Под знаменем марксизма, 1942, № 5—6, стр. 100—109.
130. Защитим нашу культуру. — В кн.: Великий город Ленина. Литературно-художественный сборник. Гослитиздат, М., 1942, стр. 7—10. (Совместно с А. Байковым, Н. Степановым, И. Мещаниновым и др.).
131. Наука и война. [О задачах советской физиологии]. — Мед. работник, 1942, 2 мая, № 19.
132. Развитие биологических наук в СССР за 25 лет. (Доклад на сессии Академии наук СССР, 18 XI 1942). — Под знаменем марксизма, 1942, № 11—12, стр. 191—201; в кн.: Юбилейная сессия АН СССР, посвященная 25-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Изд. АН СССР, М.—Л., 1943, стр. 216—227; Вестн. АН СССР, 1943, № 1—2, стр. 50—60.
133. Учение И. П. Павлова и война. — Вестн. АН СССР, 1942, № 2—3, стр. 63—74; Природа, 1942, № 1—2, стр. 7—18.
134. Эволюционный принцип в применении к физиологии центральной нервной системы. — Успехи соврем. биол., т. 15, в. 3, 1942, стр. 257—272.
135. Иван Петрович Павлов. — Красноармеец, 1943, № 17—18, стр. 9.
136. И. П. Павлов. — Краснофлотец, 1943, № 19—20, стр. 40—41.
137. Климент Аркадьевич Тимирязев. (К 100-летию со дня рождения). — Известия, 1943, 3 июня, № 129.
138. О влиянии экстракортикальных факторов на высшую нервную деятельность. — Журн. общ. биол., т. 4, № 4, 1943, стр. 198—208.
139. Предисловие. — В кн.: Я. И. Този и К. А. Павловский. Гигиена водолазного труда. Речиздат, М., 1943, стр. 3.
140. Владимир Леонтьевич Комаров и Академия наук СССР. — Вестн. АН СССР, 1944, № 11—12, стр. 31—35; в кн.: Общее собрание Академии наук СССР 14—17 октября 1944 г. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, стр. 50—55.

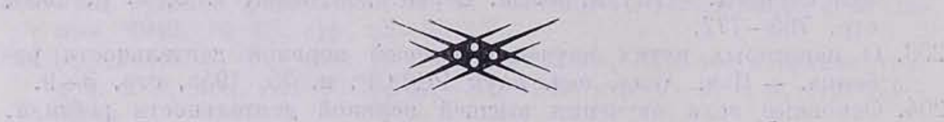
141. Выдающийся ученый и советский общественный деятель. [К 50-летию научной деятельности и 75-летию со дня рождения Президента Академии наук СССР В. Л. Комарова]. — Правда, 1944, 14 октября, № 247.
142. Гордость русской науки (75-летие со дня рождения и 50-летие научной деятельности В. Л. Комарова). — Вечерняя Москва, 1944, 14 октября, № 245.
143. Предисловие. — В кн.: А. С. Георгиевский и Я. Н. Кричевский. Лекции по общим вопросам организации и тактики санитарной службы, М., 1944, стр. 3—4.
144. Предисловие. — В кн.: Военно-медицинский сборник, в. 1. Изд. АН СССР, М.—Л., 1944, стр. 3.
145. Токсическое действие азота и гелия на животных при повышенном атмосферном давлении. — Там же, стр. 109—118. (Совместно с М. П. Бресткиным, Б. Д. Кравчинским, К. А. Павловским и С. П. Шистовским).
146. Физиологические основы травматического шока. Лекция, прочитанная врачам эвакогоспиталей г. Казани 18 сентября 1942 г. — Там же, стр. 5—13.
147. Гордость советского народа. (К 220-летию Академии наук СССР). — Красная звезда, 1945, 16 июня, № 140.
148. Лекции по вопросам высшей нервной деятельности. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, 207 стр.
149. Пути развития физиологии в СССР. — В кн.: Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. Сборник статей. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, стр. 7—14.
150. Расцвет биологической науки. — Мед. работник, 1945, 14 июня, № 34. (Совместно с Ю. А. Васильевым).
151. Расцвет советской биологической науки. (Беседа с Героем Социалистического Труда акад. Л. А. Орбели). — Правда, 1945, 11 июня, № 139.
152. Роль вегетативной нервной системы в патогенезе боевых травм. — В кн.: Военно-медицинский сборник, в. 2. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, стр. 3—9.
153. Роль вегетативной нервной системы и некоторых физиологически активных веществ в образовании отека мозга. — В кн.: Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР за 1941—1943 гг. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, стр. 393—394. (Совместно с Н. И. Михельсон, Е. А. Моисеевым и И. Н. Зотиковой).
154. Советская физиология и ее место в Академии медицинских наук. [Речь акад. Л. А. Орбели на учредительной сессии Академии медицинских наук СССР 20 декабря 1944 г.]. — В кн.: Учредительная сессия АМН СССР. Медгиз, М., 1945, стр. 42—48.
155. Содружество науки и искусства. — Театр, 1945, № 1, М., стр. 62—63.
156. Учение о высшей нервной деятельности. — В кн.: Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. Сборник статей. Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, стр. 14—27.
157. Эволюция нервно-мышечного прибора. — Труды Физиол. инст. им. И. П. Павлова, т. 1, Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, стр. 3—12.
158. Несколько замечаний по вопросу о второй сигнальной системе. — Вопросы общ. и клинич. невропатол., т. 1, в. 1—3, Изд. ГИДУВ, Л., 1946, стр. 5—12.

159. Предисловие. — В кн.: И. П. Павлов, Полное собрание трудов, т. 2, Изд. АН СССР, М.—Л., 1946, стр. 11—12.
160. Современное состояние учения о боли. — В кн.: Военно-медицинский сборник, в. 3. Изд. АН СССР, М.—Л., 1946, стр. 3—13; Сборник: «Каузалгия», Изд. Военно-морск. мед. акад., Л., 1946, стр. 7—20.
161. Физиология и психология. — Физиол. журн. СССР, т. 32, в. 1, 1946, стр. 5—13.
162. Академик В. Л. Комаров как Президент и член Академии наук СССР. — В кн.: Общее собрание Академии наук СССР, 29 ноября—4 декабря 1946 г. Изд. АН СССР, М.—Л., 1947, стр. 209—214.
163. Наука на службе народа. — Пограничник, 1947, № 20, стр. 46—47.
164. О второй сигнальной системе. — Физиол. журн. СССР, т. 33, в. 6, 1947, стр. 675—687.
165. Об участии симпатической нервной системы в двигательных эффектах, получаемых при раздражении мозжечка. — Труды Физиол. инст. им. И. П. Павлова, т. 1, Изд. АН СССР, М.—Л., 1945, стр. 162—168. (Совместно с А. М. Зимкиной).
166. Очередные вопросы высшей нервной деятельности. — Журн. общ. биологии, т. 8, в. 6, 1947, стр. 407—420.
167. Предисловие. — В кн.: И. П. Павлов. Полное собрание трудов, т. 4, Изд. АН СССР, М.—Л., 1947, стр. 7—8.
168. Предисловие. — В кн.: С. Н. Давиденков. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Изд. ГИДУВ, Л., 1947, стр. 6.
169. Академик Иван Петрович Павлов и русская физиологическая школа. (Речь на торжественном заседании Юбилейной сессии АН СССР 15 июня—3 июля 1945 г.). — В кн.: Юбилейная сессия АН СССР, т. 1. 220 лет АН СССР. Изд. АН СССР, М.—Л., 1948, стр. 177—188.
170. Вступительное слово. (10 лет со дня смерти акад. И. П. Павлова). — Объединенная сессия АН СССР, АМН СССР, Всесоюзного и Московского обществ физиологов, биохимиков и фармакологов, 1946 г., Изд. АН СССР, М., 1948, стр. 5.
171. Памяти К. А. Морозовой. — Вестн. АН СССР, 1948, № 4, стр. 84. (Совместно с др.).
172. Теория адаптационно-трофического влияния нервной системы. — В кн.: Общее собрание Академии наук СССР, посвященное 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, 23 октября—2 ноября 1947 г. Изд. АН СССР, М.—Л., 1948, стр. 674—683.
173. Физиологические основы психопатологии. — В кн.: Проблемы современной психиатрии. (Юбилейный сборник, посвященный 70-летию со дня рождения и 45-летию научной, врачебной и педагогической деятельности В. А. Гиляровского). Изд. АМН СССР, М., 1948, стр. 19—29.
174. Ход развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. (Вступительное слово и доклад на Объединенной сессии АН СССР и АМН СССР, посвященной 10-летию со дня смерти И. П. Павлова, М., 1946 г.). — Труды Объединен. сессии АН СССР и АМН СССР, Изд. АМН СССР, М., 1948, стр. 5 и 6—17.
175. Адаптационно-трофическая роль симпатической нервной системы и мозжечка и высшая нервная деятельность. — Физиол. журн. СССР, т. 35, в. 5, 1949, стр. 594—595.

176. Великий ученый патриот. — Красная звезда, 1949, 27 сентября, № 228.
177. Вопросы высшей нервной деятельности. Лекции и доклады, 1922—1949 гг. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, 803 стр.
178. Вторая сигнальная система. Доклад на научной конференции Центрального института психиатрии 10 апреля 1948 г. — Журн. «Невропатол. и психиатрия», т. 18, № 5, 1949, стр. 8—19.
179. И. П. Павлов. — Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., т. 54 (5), 1949, стр. 5—7.
180. Некоторые вопросы работы Института эволюционной физиологии. Выступление на 3-й сессии института 27 июня 1948 г. — В кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 612—639.
181. О механизмах перестройки координаций. Доклад на Второй сессии Академии медицинских наук СССР, 31 октября 1945 г. (Москва). — Там же, стр. 448—463.
182. О некоторых формах критики учения И. П. Павлова. Доклад на заседании Отделения биологических наук АН СССР и АМН СССР, посвященном памяти И. П. Павлова, 10 марта 1949 г. — Труды Физиол. инст. им. И. П. Павлова, т. 4, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 5—18.
183. О физиологических основах бреда. Доклад на Пятом совещании по физиологическим проблемам, посвященном памяти И. П. Павлова, 7 мая 1939 г. (Москва). — В кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 297—314.
184. Об афферентных системах. Доклад на конференции врачей в Клинике нервных болезней, ВИЭМ, 8 июня 1944 г. — Там же, стр. 397—419.
185. Отец русской физиологии И. М. Сеченов. — Пропаганда и агитация, 1949, № 15, стр. 53—59.
186. Предисловие. — В кн.: И. П. Павлов, Полное собрание трудов, т. 3, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 7—9; т. 5, стр. XI—XIV.
187. Страницы воспоминаний. — Огонек, 1949, № 39, стр. 8.
188. Творческий путь И. П. Павлова. — Вестн. Лен. гос. унив., 1949, № 10, стр. 3—19.
189. Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Лекции, читанные в 1-м Ленинградском медицинском институте им. акад. И. П. Павлова с 4 по 18 мая 1938 г. — В кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 136—296.
190. Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Лекция для профессорско-преподавательского состава Военно-медицинской академии, 9 апреля 1949 г. — Там же, стр. 666—695.
191. Учение И. П. Павлова об условных рефлексах. Лекции, читанные в Ленинградском государственном институте для усовершенствования врачей с 21 апреля по 12 мая 1949 г. — Там же, стр. 696—799.
192. Учение Н. Е. Введенского и его значение для физиологии высшей нервной деятельности. Доклад в Ленинградском государственном университете на заседании, посвященном 25-летию смерти Н. Е. Введенского, 27 сентября 1947 г. — Там же, стр. 535—548.
193. Физическое воспитание. Доклад на конференции Академии педагогических наук РСФСР 15 апреля 1948 г. (Москва). — Там же, стр. 590—611.

194. Ход развития работ в области изучения высшей нервной деятельности в Физиологическом институте и Биологической станции им. акад. И. П. Павлова. Доклад на Третьем совещании по физиологическим проблемам, посвященном памяти И. П. Павлова, 4 марта 1938 г. (Ленинград). — Там же, стр. 122—135.
195. Выступление Л. А. Орбели на научной сессии, посвященной проблемам физиологического учения акад. И. П. Павлова, 28 июня—4 июля 1950 г. — В кн.: Научная сессия, посвященная проблемам физиологического учения академика И. П. Павлова, Академии наук СССР и Академии медицинских наук СССР. Изд. АН СССР, М., 1950, стр. 164—177 и 501—504.
196. Диалектический метод в физиологии нервной системы. — Физиол. журн. СССР, т. 36, в. 1, 1950, стр. 5—18.
197. Корифеи русской науки Сеченов и Павлов. Изд. Всесоюзн. общ. по распр. политич. и научн. знаний, Л., 1950, стр. 1—52.
198. Основные линии развития научного наследия И. П. Павлова. — Бюлл. эксперим. биол. и медицины, 1950, № 1, стр. 17—26.
199. Ход развития научного наследства И. П. Павлова в области высшей нервной деятельности. Изд. Моск. общ. испыт. природы, М., 1950, стр. 48.
200. La funzione trofica e di adattamento del sistema nervoso simpatico e del cervelletto, e l'azione nervosa superiore. — Medicina, 1950, v. 1, № 1, стр. 41.
201. Действие ионизирующих излучений на животный организм. — Труды сессии Акад. наук по мирн. использ. атомн. энергии с 1 по 5 июля 1955 г., отд. биол. наук, Изд. АН СССР, М., 1955, стр. 3—13.
202. Иван Михайлович Сеченов и его роль в развитии физиологии нервной системы. — Журн. высш. нервн. деятельн., т. 5, в. 6, 1955, стр. 765—772.
203. О некоторых путях изучения высшей нервной деятельности ребенка. — Изв. Акад. пед. наук РСФСР, в. 75, 1955, стр. 3—9.
204. Основные вехи изучения высшей нервной деятельности ребенка. [Доклад]. — VIII Всесоюзн. съезд физиол., биохим. и фармакол., Тезисы докладов, Изд. АН СССР, М., 1955, стр. 460—461; Журн. высш. нервн. деятельн., т. 5, в. 5, 1955, стр. 619—627.
205. Проблема торможения. — В кн.: 9-я сессия Общего собрания АМН СССР, 7—12 марта 1955 г. Медгиз, М., 1955, стр. 3—6; Журн. высш. нервн. деятельн., т. 5, в. 2, 1955, стр. 145—156. (Хроника).
206. Проблема боли в физиологическом освещении. — Вопросы нейрохирургии, 1955, № 4, стр. 62.
207. И. М. Сеченов и его роль в развитии физиологии. Доклад на заседании Ленинградского общества анатомов, гистологов и эмбриологов, 8 января 1956 г. Изд. Военно-мед. акад., Л., 1956.
208. Отец русской физиологии — Иван Михайлович Сеченов. Доклад на торжественном собрании, посвященном 50-летию со дня смерти И. М. Сеченова, 18 ноября 1955 г. — Физиол. журн. СССР, т. 42, № 1, 1956, стр. 9—18.
209. Предисловие. — В кн.: А. Н. Промптов. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. Изд. АН СССР, М.—Л., 1956, стр. 3—4.
210. Предисловие. — В кн.: Материалы по эволюционной физиологии, т. 1. Изд. АН СССР, М.—Л., 1956, стр. 3—6.

211. Проблема торможения. — Клинич. медицина, т. 34, № 1, 1956, стр. 10—20.
212. Object and method of evolutionary physiology. XX-th international physiological congress in 1956, Brussels, July 30-th—August 4. Abstracts of Communications. Bruges, St. Caterine Press, 1956, стр. 692—693.
213. Предисловие. — В кн.: Н. Н. Трауготт. О нарушениях взаимодействия сигнальных систем при некоторых остро возникающих патологических состояниях головного мозга. Изд. АН СССР, М.—Л., 1957, стр. 3—4.
214. О взаимоотношениях эволюционной физиологии и медицины. Актовая речь на торжественном акте в связи с 158-летием со дня основания Академии. Изд. Военно-мед. акад., Л., 1958, стр. 16.
215. Основные задачи и методы эволюционной физиологии. — В кн.: Эволюция функций нервной системы. Медгиз, Л., 1958, стр. 7—17.
216. Предисловие. — В кн.: А. В. Войно-Ясенецкий. Отражение эволюционных закономерностей в эпилептиформной реакции животных на действие высокого парциального давления кислорода. Изд. АН СССР, М.—Л., 1958, стр. 3—4.
217. Предисловие. — В кн.: Б. Д. Кравчинский. Современные основы физиологии почек. Медгиз, Л., 1958, стр. 3.
218. Особенности развития высшей нервной деятельности ребенка. Доклад на VII Всесоюзном съезде педиатров 27 VI 1957 в Ленинграде.— Журн. высш. нервн. деятельн., т. 9, в. 3, 1959, стр. 311—318.
219. Дмитрий Николаевич Насонов (1895—1957). — Биофизика, т. 3, в. 3, 1958, стр. 257—258. (Совместно с др.).

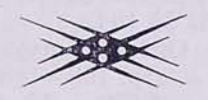


КНИГИ И ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ИЗДАНИЯ, ВЫШЕДШИЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ Л. А. ОРБЕЛИ

1. Сборник, посвященный 75-летию академика Ивана Петровича Павлова. Госиздат, Л., 1924, 434 стр. (Совместно с В. Л. Омелянским).
2. Б. И. Словцов. Краткий учебник физиологии. 3-е изд., Изд. АН СССР, Л., 1926, 219 стр. (Совместно с Н. В. Веселкиным и В. В. Савичем).
3. А. Г. Гинецинский и Л. Г. Лейбсон. Практический курс физиологии. Медгиз, Л.—М., 1933, 273 стр.
4. Вопросы медицинского обеспечения воздушного флота. Сборник статей. Л., 1934, 196 стр. (Совместно с В. И. Воячеком, Ф. Г. Кротковым и Н. Н. Савицким).
5. Труды Военно-медицинской академии РККА, сборн. 1—2, Изд. ВМА, Л., 1934—1935.
6. Р. Крид, Д. Денни-Броун, И. Икклс, Е. Мидделл и Ч. Шеррингтон. Рефлекторная деятельность спинного мозга. (С приложением 3 глав из монографии Шеррингтона). Перев. с англ., Биомедгиз, М.—Л., 1935, 268 стр.
7. Материалы Ленинградской конференции по УВЧ (ультракороткие волны). Изд. Военно-мед. акад. и ВИЭМ, Л., 1937, 148 стр.
8. I совещание Биогруппы Академии наук СССР по физиологическим проблемам. 22—24 февраля 1937 г. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1937, 68 стр.
9. Совещание по проблемам высшей нервной деятельности, созванное в связи с первой годовщиной со дня смерти акад. И. П. Павлова. 26—28 февраля 1937 г. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1937.
10. Сборник трудов памяти академика И. П. Павлова. Труды Военно-мед. акад., т. 17, Л., 1938, 308 стр.
11. IV совещание по физиологическим проблемам. Физиология органов чувств. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1938.
12. VI совещание по физиологическим проблемам. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1939.
13. И. П. Павлов. Полное собрание трудов, тт. 1—5, Изд. АН СССР, М.—Л., 1940—1949.
14. VII совещание по проблемам высшей нервной деятельности, посвященное памяти акад. И. П. Павлова. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1940.
15. VIII совещание по физиологическим проблемам. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1940.
16. З. И. Барбашова. Материалы к проблеме акклиматизации к низким парциальным давлениям кислорода. Изд. АН СССР, М.—Л., 1941.

17. А. А. Данилов. Новые данные к физиологии гипофиза. (Роль гипофиза в осуществлении болевых раздражений и в деятельности нервной системы). Изд. АН СССР, М.—Л., 1941.
18. Проблемы физиологической оптики, тт. 1—7, Изд. АН СССР, М.—Л., 1941—1949.
19. Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии наук СССР за 1940 г. Изд. АН СССР, М.—Л., 1941, 428 стр.
20. IX совещание по физиологическим проблемам, посвященное пятилетию со дня кончины академика И. П. Павлова. Теоретическая часть. Тезисы докладов 27 февраля—2 марта 1941 г.; Экспериментальная часть. Тезисы докладов 2—4 марта 1941 г. Изд. АН СССР, М.—Л., 1941, 128 стр.
21. Великий ученый, борец и мыслитель. К 100-летию со дня рождения К. А. Тимирязева, 1843—1943. Сборник. Изд. АН СССР, М.—Л., 1943, 60 стр.
22. Э. Г. Вацуро. Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе). Изд. АН СССР, М., 1943.
23. Военно-медицинский сборник, в. 1—3. Изд. АН СССР, М.—Л., 1944—1946.
24. Труды физиологического института им. И. П. Павлова, тт. 1—4, Изд. АН СССР, М.—Л., 1945—1949.
25. XI совещание по физиологическим проблемам, посвященное десятилетию со дня кончины акад. И. П. Павлова. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1946.
26. Труды Военно-медицинской академии им. Кирова, т. 1, Медгиз, Л., 1946.
27. Физиология органов чувств. Труды Военно-медицинской академии им. Кирова, т. 37, Изд. ВМА, Л., 1946.
28. Труды института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова (Колтуши), т. 1, Изд. АН СССР, М.—Л., 1947.
29. Л. Г. Воронин. Анализ и синтез сложных раздражителей нормальными и поврежденными полушариями головного мозга собаки. Эксперим. исслед. Изд. АМН СССР, М., 1948.
30. XIII совещание по физиологическим проблемам, посвященное памяти акад. И. П. Павлова. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1948.
31. VII всесоюзный съезд физиологов, биохимиков, фармакологов. Проблемы советской физиологии, биохимии и фармакологии, кн. I, II. Изд. АМН СССР, М., 1949.
32. Проблемы физиологической акустики, тт. 1—2, Изд. АН СССР, М.—Л., 1949—1950.
33. Функция организма в условиях изменения газовой среды. Сборник статей, тт. 1, 2. Изд. АН СССР, М.—Л., 1955, 1958.
34. Материалы по эволюционной физиологии, тт. 1—3. Изд. АН СССР, М.—Л., 1956—1958.
35. А. Н. Промптов. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. Изд. АН СССР, М.—Л., 1956.
36. Известия Естественно-научного института им. П. Ф. Лесгафта, т. 28, Изд. Акад. пед. наук РСФСР, М., 1957.
37. Н. Н. Трауготт. О нарушениях взаимодействия сигнальных систем при некоторых остро возникающих патологических состояниях головного мозга, Изд. АН СССР, М.—Л., 1957.

38. А. В. Войно-Ясенецкий. Отражение эволюционных закономерностей в эпилептиформной реакции животных на действие высокого парциального давления кислорода. Изд. АН СССР, М.—Л., 1958.
39. М. Б. Тетяева. Эволюция функции блуждающего нерва в деятельности желудочно-кишечного тракта. Изд. АН СССР, М.—Л., 1960.
40. Архив биологических наук, тт. 33—36, сер. Б., Изд. ВИЭМ, Л., 1933—1934.
41. Вестник Академии наук СССР, Изд. АН СССР, М.—Л., 1942—1950.
42. Доклады Академии наук СССР, Изд. АН СССР, М.—Л., 1941—1950.
43. Журнал общей биологии, Изд. АН СССР, М., 1941—1948 (до 1945 г. совместно с В. Л. Комаровым).
44. Журнал «Природа», Изд. АН СССР, Л. (М.—Л.), 1933—1950.
45. Известия Академии наук СССР, серия биологическая, Изд. АН СССР, М., 1942—1950 (до 1945 г. совместно с В. Л. Комаровым).
46. Известия Академии педагогических наук РСФСР, в. 75, Изд. Акад. пед. наук РСФСР, М., 1955.
47. Известия Научного института им. П. Ф. Лесгафта, тт. 19—23, Изд. АН СССР, Л., 1935—1940.
48. Русский физиологический журнал им. И. М. Сеченова, Пгр.—Л., 1917—1931.
49. Труды Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, тт. 3—8, Изд. ВМА, Л., 1934—1937; тт. 14 и 17, 1938.
50. Труды общества русских врачей в С-Петербурге. СПб—Пгр. Год 80, 81, 82 и 83-й, 1913—1916.
51. Труды физиологических лабораторий академика И. П. Павлова, Изд. АН СССР, М.—Л., 1937—1949 (до 1945 г. совместно с Н. А. Подкопаевым).
52. Успехи современной биологии, Изд. АН СССР, М.—Л., 1942—1948 (до 1945 г. совместно с В. Л. Комаровым).
53. Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова, Изд. АН СССР, М.—Л., 1933—1950.



ЛИТЕРАТУРА О ЖИЗНИ И ТРУДАХ Л. А. ОРБЕЛИ

1. Brücke F. Th. L. Orbeli's Untersuchungen über sympathische Innervation nicht vegetativer Organe. — Klin. Wochenschrift, Bd. 15, H. 6, 1927, стр. 703—704.
2. К 25-летию научной деятельности проф. Л. А. Орбели. — Человек и природа, 1929, № 12, стр. 67—68.
3. И. П. Павлов. Представление Л. А. Орбели в действительные члены Академии наук (1931). Труды Архива АН СССР, в. 8. Рукописные материалы И. П. Павлова в Архиве АН СССР. Научное описание. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 102—103.
4. Орбели Леон Абгарович. — БМЭ, т. 22, 1932, стр. 494—495.
5. Асратян Э. А. Леон Абгарович Орбели. (К 30-летию научной и общественной деятельности). — Природа, 1934, № 7, стр. 57—64.
6. К 30-летию научной деятельности проф. Л. А. Орбели. — Физиол. журн. СССР, т. 17, в. 3, 1934, стр. 403—408.
7. Леон Абгарович Орбели. — Труды Военно-мед. акад., сб. 2, 1935, стр. 318—320.
8. Рейн Б. Выдающийся ученый (Л. А. Орбели). — Вечерн. красная газета, 1934, 5 июня, № 128.
9. Юбилей выдающегося ученого. 30 лет научной деятельности проф. Л. А. Орбели. — Известия, 1934, 6 июня, № 131.
10. Разенков И. Орбели Л. А. — Известия, 1935, 26 мая, № 122. (Кандидаты в академики).
11. Рейн Б. В гостях у академика [Л. А. Орбели.]. — Вечерн. красная газета, 1935, 13 августа, № 185.
12. Лейбсон Л. Г. Л. А. Орбели и пути его научного творчества. — Вестн. знания, 1936, № 2, стр. 106—116; № 3, стр. 179—187.
13. Орбели Леон Абгарович. — БСЭ, т. 43, 1939, стр. 263—265.
14. Тонких А. В. Академик Леон Абгарович Орбели. (К 35-летию научной и общественной деятельности). — Природа, 1939, № 10, стр. 13—14.
15. Гинецинский А. Г., А. В. Лебединский. Крупнейший физиолог. — Известия, 1941, 18 марта, № 64; Мед. работник, 1941, 15 марта, № 22.
16. Тонких А. В. Учение акад. Л. А. Орбели о роли симпатической нервной системы в организме. — Сов. наука, 1941, № 2, стр. 95—100.
17. Торжество советской науки и техники. [Присуждение Л. А. Орбели Сталинской премии первой степени за научную работу «Лекции по физиологии нервной системы»]. — Сов. наука, 1941, № 3, стр. 105—107.
18. Гинецинский А. Г. Академик Леон Абгарович Орбели. — Вестн. АН СССР, 1942, № 7—8, стр. 93—96.

19. Гинецинский А. Г. Учение акад. Л. А. Орбели о функции симпатической нервной системы. — Природа, 1942, № 3—4, стр. 46 — 52.
20. Rubenstein C. Orbeli and war. — Calif. West. Medicine, v. 58, № 4, 1943, стр. 235—236.
21. Герой Социалистического Труда академик Л. А. Орбели. — Хроника естествознания и математики в СССР, № 11, ВОКС, 1945, стр. 8—9.
22. Кекчеев К. Ученый, которым гордится народ. — Мед. работник, 1945, 14 июня, № 34.
23. Комаров В. Л. Наука и труд. (К присвоению звания Героя Социалистического Труда советским ученым). — Правда, 1945, 11 июня, № 139.
24. Леон Абгарович Орбели. — Известия, 1945, 12 июня, № 136.
25. Рейн Б. Виднейший советский физиолог. Люди нашего города. [Л. А. Орбели]. — Лен. правда, 1945, 17 июля, № 164.
26. Гинецинский А. Г., А. В. Тонких. Краткая характеристика научной, организационной и педагогической деятельности [Л. А. Орбели]. — В кн.: Материалы и библиография ученых СССР. Изд. АН СССР, М.—Л., 1946, стр. 7—14.
27. Основные даты жизни и научной деятельности академика Л. А. Орбели. — В кн.: Материалы и библиография ученых СССР. Изд. АН СССР, М.—Л., 1946, стр. 3—6.
28. Лейбсон Л. Г. Основные направления научного творчества акад. Л. А. Орбели. — Природа, 1947, № 7, стр. 75—84.
29. Павловский Е. Н., А. Г. Гинецинский, Ф. Р. Дунаевский, Е. М. Крепс, Н. И. Михельсон, Д. Н. Насонов. Леон Абгарович Орбели. — Журн. общ. биол., т. 8, № 4, 1947, стр. 241—245.
30. Серафимов Б. Н. Академик Л. А. Орбели и его научное творчество (Ко дню его 65-летия). — Здравоохранение Казахстана, 1947, № 8, стр. 34—39.
31. Лебединский А. В., Н. В. Зимкин. Леон Абгарович Орбели. (Сборник, посвященный 65-летию со дня рождения). — Труды Военно-мед. акад., т. 42, 1948, стр. 5—16.
32. Орбели Леон Абгарович. — БСЭ, т. 31, Изд. 2-е, 1955, стр. 134—135.
33. Академик Леон Абгарович Орбели (к 75-летию со дня рождения). — Труды Инст. эксперим. мед. АН Латв. ССР, Вопросы курортологии, 13, 1957, стр. 5—7.
34. Асратян Э. А., Т. Н. Несмеянова, Н. М. Шамарина. Леон Абгарович Орбели. (К 75-летию со дня рождения). — Изв. АН Арм. ССР, биол. и с.-х. науки, т. 10, № 7, 1957, стр. 3—11.
35. Волохов А. А. Леон Абгарович Орбели. (К 75-летию со дня рождения). — Бюлл. эксперим. биол. и мед., т. 43, № 6, 1957, стр. 109—113.
36. Волохов А. А. Леон Абгарович Орбели. (К 75-летию со дня рождения). — Журн. высш. нервн. деятельн., т. 7, в. 4, 1957, стр. 629—636.
37. Гинецинский А. Г., Е. М. Крепс, А. В. Тонких. Леон Абгарович Орбели. (К 75-летию со дня рождения). — Физиол. журн. СССР, т. 43, № 7, 1957, стр. 595—599.
38. Демирчоглян Г. Г. Развитие физиологии органов чувств в трудах акад. Л. А. Орбели и его школы. — Изв. АН Арм. ССР, биол. и с.-х. науки, т. 10, № 7, 1957, стр. 69—76.

39. Дмитриев В. Выдающийся советский ученый. [Л. А. Орбели].— Смена, 1957, 7 июля, № 159.
40. К семидесятипятилетию академика Л. А. Орбели.— Успехи соврем. биологии, т. 43, в. 3, 1957, стр. 261—262.
41. Лалаян А. А. Исследования Л. А. Орбели за 1903—1911 гг. (Публикация документов Ленинградского филиала Центрального государственного военно-исторического архива). — Изв. АН Арм. ССР, биол. и с.-х. науки, т. 10, № 7, 1957, стр. 113—128.
42. Леон Абгарович Орбели (к 75-летию со дня рождения). — Журн. невропатологии и психиатрии им. Корсакова, т. 57, в. 8, 1957, стр. 1051—1052.
43. Леон Абгарович Орбели (к 75-летию со дня рождения) — Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1957, стр. 519—521.
44. Леон Абгарович Орбели. (К 75-летию со дня рождения). — Сов. медицина, 1957, № 6, стр. 138—140.
45. Чествование академика Л. А. Орбели. — Вестн. АН СССР, 1957, № 9, стр. 105—107.
46. Академик Леон Абгарович Орбели. — Правда, 1958, 11 декабря, № 345; Известия, 1958, 11 декабря, № 294; Лен. Правда, 1958, 12 декабря, № 290.
47. Лейбсон Л. Г. Выдающийся советский физиолог. Журн. «Здоровье», 1958, № 6, стр. 6.
48. Памяти Леона Абгаровича Орбели. — Мед. работник, 1958, 12 декабря, № 99.
49. Академик Л. А. Орбели. [Некролог]. — Вестн. АМН СССР, № 3, 1959, стр. 87—88.
50. Академик Леон Абгарович Орбели. [Некролог]. — Физиол. журн. СССР, т. 45, № 1, 1959, стр. 123—124.
51. Войно-Ясенецкий А. В. Очерк научного творчества Л. А. Орбели. — Acta Physiologika Sinica, v. 23, 1959, стр. 77—82.
52. Гинецинский А. Г., А. К. Воскресенская. Памяти акад. Леона Абгаровича Орбели (1882—1958). — Клинич. медицина, т. 37, № 9, 1959, стр. 3—8.
53. Л. А. Орбели. [Некролог]. — Вестн. АН СССР, 1959, № 2, стр. 58—59.
54. Леон Абгарович Орбели. [Некролог].— Докл. АН СССР, т. 124, № 3, 1959, стр. 503—506.
55. Леон Абгарович Орбели. [Некролог].— Журн. высш. нервн. деятельн., т. 9, в. 1, 1959, стр. 158—160.
56. Леон Абгарович Орбели. [Некролог]. — Клинич. медицина, т. 37, № 3, 1959, стр. 152—154.
57. Леон Абгарович Орбели. — Физиол. журн. СССР, т. 45, № 7, 1959, стр. 749—752.
58. Леон Абгарович Орбелі [Некролог]. — Фізіологичны журнал, т. 5, № 3, Київ, 1959, стр. 408—409.
59. Леон Абгарович Орбели. [Некролог]. — Цитология, т. 1, № 1, 1959, стр. 5—6.
60. Чистович А. С. О подходе Л. А. Орбели к некоторым проблемам психиатрии. — Журн. высш. нервн. деятельн., т. 9, в. 3, 1959, стр. 319—327.
61. Энгельгардт В. А. Памяти замечательного ученого [Л. А. Орбели]. Речь на гражданской панихиде в Большом конференц-зале

АН СССР в Ленинграде 13 декабря 1958 г. — Вестн. АН СССР, 1959, № 2, стр. 60—61.
62. Myslivеček J. L. A. Orbeli. — Activitas nervosa superior, r. 1, č. 1, 1959, стр. 90—92.
63. Walawski Julian. L. A. Orbeli. — Acta physiol. Polonica, v. 10, fasc. 6, 1959, стр. 755 — 757.
64. Воскресенская А. К. Леон Абгарович Орбели и основные направления его научной деятельности. Труды Лен. общ. естествоиспыт., т. XXI, в. 1, Изд. Лен. Унив., 1960, стр. 16—29.



[illegible]
[illegible] Леон Абгарович Орбели [illegible] 1957, № 6, стр. [illegible]
[illegible] Леон Абгарович Орбели [illegible] 1957, № 9, стр. 135 [illegible]
[illegible] Л. А. Орбели. — Вестн. АН СССР, 1957, № 9, стр. 106—107.
[illegible] Академик Леон Абгарович Орбели. — Правда, 1958, [illegible] декабря, № 345. Известия, 1958, [illegible] декабря, № [illegible]
[illegible] 1958, № 6, стр. 6.
[illegible] Леон Абгарович Орбели [illegible] № 99.
[illegible] Л. А. Орбели [illegible] 1959, стр. 87—88.
[illegible] Академик Леон Абгарович Орбели. (Некролог). [illegible] СССР, т. [illegible], № [illegible], 1959, стр. [illegible]
[illegible] Л. А. Орбели. — Acta Physiologica Scandinavica [illegible] 1959, стр. [illegible]
[illegible] Леона Абгаровича Орбели [illegible]
[illegible] Л. А. Орбели. (Некролог). — Вестн. АН СССР, [illegible] 1959, [illegible] стр. 88—89.
[illegible] Леон Абгарович Орбели. (Некролог). — Изв. АН СССР, [illegible] 1959, стр. [illegible]
[illegible] Леон Абгарович Орбели. (Некролог). — Журн. высш. нервн. деят., т. 9, в. 1, 1959, стр. 153—154.
[illegible] Леон Абгарович Орбели. (Некролог). [illegible] 1959, стр. [illegible]
[illegible] Леон Абгарович Орбели. — [illegible] 1959, стр. [illegible]
[illegible] Леон Абгарович Орбели. (Некролог). [illegible] 1959, стр. 108—110.
[illegible] Леон Абгарович Орбели. (Некролог). [illegible]
[illegible]
[illegible]

СТАТЬИ,
ДОКЛАДЫ, ЛЕКЦИИ



ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ[1]

Вопрос об эволюционной физиологии как самостоятельной дисциплине выдвинут только в нашей стране. Этому можно найти целый ряд объяснений. Прежде всего, ряд выдающихся ученых нашей страны проводил эволюционную линию при изучении тех или иных физиологических вопросов. Говорили о необходимости эволюционного пути в физиологии И. П. Павлов, И. М. Сеченов и Н. Е. Введенский. С их стороны мы имели не только высказывания, но и ряд работ, которые предопределили собой развитие эволюционного направления в физиологии. Особенно это относится, конечно, к исследованиям И. П. Павлова по вопросам высшей нервной деятельности. Недаром И. П. Павлов подчеркнул то обстоятельство, что изучение условных рефлексов является изучением рефлексов в их становлении, в их возникновении, в их развитии и что, изучая условнорефлекторную деятельность, исследователь имеет перед глазами весь ход развития рефлекторной деятельности вообще и, следовательно, получает возможность по истории формирования условных рефлексов судить о том, как формировалась вообще рефлекторная деятельность в эволюционном процессе.

Это явилось главным стимулом к тому, что именно наши советские физиологи, больше чем физиологи какой-либо другой страны, встали на эволюционный путь, стали руководствоваться в своих исследованиях эволюционным принципом.

Наряду с указаниями корифеев экспериментальной науки мы имеем еще другое, не менее важное, а может быть, более важное обоснование — это то, что вся советская наука развивается по принципам, диктуемым единственно правильным философским учением диалектического материализма. Марксистско-ленинское учение обязывает каждого исследователя в области естествознания держаться того принципа, что ни одно явление не может быть понято, если не разобраться в истории его возникновения, его развития. Только исторический метод исследования дает возможность правильного понимания предмета. Исходя из этих двух положений — из требований марксистско-ленинской философии и указаний наших великих предшественников, мы и подходим к проблеме эволюционной физиологии.

Нельзя сказать, чтобы пожелания, касающиеся изучения функций в их эволюционном происхождении, не высказывались и другими видными представителями физиологии. Я помню, что в 1908 г. ныне покойный

---

[1] Доклад на 1-м совещании по эволюционной физиологии 7 марта 1956 г. Сб. «Эволюция функций нервной системы», Л., 1958.

английский физиолог Кейт Люкас (K. Lucas) выпустил брошюру под названием «Эволюция функций», в которой он высказывал горькое сожаление по поводу того, что эволюционный принцип, оказавшийся чрезвычайно плодотворным и широко использованным в морфологических науках, почти не применяется в физиологии. К. Люкас высказал ряд соображений о необходимости придерживаться эволюционного принципа в физиологических исследованиях, а наряду с этим указал на те трудности, которые стоят перед физиологом, если он пытается подойти к изучению функции с точки зрения ее возникновения и происхождения.

Во всяком случае в настоящее время наша советская физиология может быть охарактеризована именно как физиология, проникнутая эволюционным принципом. Тем не менее все-таки встает вопрос: достаточно ли того, чтобы отдельные исследователи, работающие в области физиологии, придерживались эволюционной теории, считались с эволюционной теорией, пытались применить исторический подход к разрешению тех или других проблем, или нужно стремиться к тому, чтобы в системе физиологических исследований, в системе биологических наук формировалась как самостоятельная дисциплина новая дисциплина под названием «эволюционная физиология»?

Я позволю себе утверждать, что пришло время, чтобы эволюционный принцип не просто являлся руководящим для развития работ по физиологии, но как результат тех успехов, которые достигнуты физиологической наукой в целом, к настоящему времени возникла бы самостоятельная дисциплина — эволюционная физиология.

Надо сказать, что и со стороны морфологов были указания на необходимость создания эволюционной физиологии наряду с эволюционной морфологией. Эти высказывания принадлежат покойному А. Н. Северцову, который подчеркнул, что пора и физиологам заняться эволюционными вопросами и создавать наряду с эволюционной морфологией эволюционную физиологию. Такого термина («эволюционная физиология») мы в других странах пока еще не имеем, это наш термин, наше предложение выделить эволюционную физиологию в самостоятельную дисциплину наряду с эволюционной морфологией, эволюционной гистологией и эволюционной биохимией.

Я должен напомнить, что в данном случае речь идет не о том, чтобы оторвать эволюционную физиологию как самостоятельную дисциплину от всей остальной физиологии. Отнюдь нет! Мы должны ее рассматривать как новый, современный этап развития физиологии, потому что не может эволюционная физиология строиться в отрыве от всей остальной физиологии. Она должна максимально использовать весь тот богатый материал, который создан как классической, медицинской физиологией, так и общей физиологией, зоофизиологией, сравнительной физиологией, эмбриофизиологией — всеми теми отраслями физиологии, которые до настоящего времени разрабатывались и достигли грандиозных успехов. Всем этим материалом должна пользоваться эволюционная физиология. Она является продуктом, надстройкой над теми физиологическими исследованиями, которые до настоящего времени имели место. Но это не лишает ее права выдвигать самостоятельные вопросы, ставить эти вопросы как руководящую линию и подбирать для исследования тот материал, который помогает разрешить эволюционную проблему.

Спрашивается, что должно составить задачи эволюционной физиологии? Мне кажется, что две стержневые линии должны лежать в основе эволюционной физиологии. К. Люкас горевал о том, что нет изучения эволюции

функций и, конечно, эволюция функций должна составить первый важный стержень эволюционной физиологии. Мы должны стремиться к тому, чтобы каждую функцию, изучаемую в экспериментальной физиологии, рассмотреть с точки зрения истории ее формирования: как складывалась в эволюционном процессе та или иная функция, как отдельные функции, сплетаясь друг с другом, приводили к тому, что каждая из них претерпевала те или иные изменения, в результате чего в настоящее время у отдельных представителей животного царства данная функция представлена так, а не иначе. Это есть вопрос об изучении эволюции функций.

Спрашивается, должна ли ограничиваться и может ли ограничиваться эволюционная физиология этим изучением эволюции функций? Мне кажется, что нет. Вторую, не менее важную, а может быть, более важную задачу эволюционной физиологии должна составить функциональная эволюция, т. е. проверка эволюционной теории не на основе морфологического материала и морфологических методов исследования, но на основе физиологических исследований.

Изучение эволюции функций даст известный материал и откроет путь к тому, чтобы понять, почему эволюционный процесс протекал так, а не иначе, и понять, какова основная линия эволюционного процесса с точки зрения эволюции функций.

Может показаться, что это одно и то же. Но, по существу, конечно, это не одно и то же. Функциональная эволюция есть более высокий этап эволюционной физиологии, чем изучение эволюции функций. В одном случае мы просто прослеживаем исторический путь развития тех или иных функциональных отношений, а во втором случае мы подходим к пониманию того, в чем заключается эволюционный процесс и как он сложился, почему именно так протекал эволюционный процесс на основе тех функциональных превращений, которые возникали в живых организмах.

Переходя к более частным задачам, лежащим в основе обоих главных стержней эволюционной физиологии, мы должны себе поставить вопрос: достаточно ли изучать ход развития тех или иных функциональных отношений у различных представителей животного царства, с которыми мы имеем дело сейчас, с учетом истории формирования этих функций, или мы должны поставить себе задачу также выяснить механизмы эволюций функций, те отдельные условия и причины, которые направляли ход развития тем или иным образом, иначе говоря, изучать еще и значение отдельных факторов, определявших ход эволюционного процесса?

В этом отношении, конечно, приходится считаться с тем основным положением нашей науки и марксистско-ленинской философии, что организм и среда представляют собой нечто неразделимое и находятся в единстве и во взаимодействии. Если это помнить и считаться с тем, что весь ход развития тех или иных функциональных отношений протекал в определенной среде, вечно меняющейся, вечно воздействующей на живые организмы, то станет понятно, что ни одна функция не могла складываться и претерпевать те или иные изменения иначе, как под влиянием и в зависимости от тех воздействий среды, которым она постоянно подвергалась. Следовательно, в задачу изучения эволюции функций входит не только выяснение хода развития, картины развития, последовательности событий, но также установление их взаимозависимости и причинной зависимости всех превращений и изменений от факторов среды, воздействующих на живое существо. Приходится считаться как с внутренними факторами,

исходящими из самого организма в виде взаимодействия отдельных его частей, так и с факторами внешними.

Что касается проблемы функциональной эволюции, то тут дело, конечно, гораздо сложнее. Тут нужно еще предусматривать вопрос о том, каково должно быть дальнейшее развитие, как можно представить себе дальнейшее превращение отдельных функций и целых организмов под влиянием тех изменений внешней среды, которые сейчас на наших глазах протекают и которые могут явиться определяющими моментами для дальнейшего развития функциональных отношений. Эти вопросы не только теоретического значения. Конечно, теоретическое их значение всем ясно и не требует обоснований и доказательств, но я должен напомнить, что те условия, в которых проживают организмы в настоящее время, с каждым днем существенно изменяются. Огромные успехи науки и техники, свидетелями которых мы сейчас являемся и которые возникли в результате того высокого эволюционного развития, которого достигло человечество, сами по себе уже создают новые условия существования, и притом условия существования, настолько отличающиеся от нормальных природных условий, что они могут оказаться определяющими для дальнейшего хода развития жизни на земле.

С этой точки зрения мы должны признать, что эволюционная физиология в том понимании, как я изложил выше, является наукой не только теоретической, но и сугубо практической в смысле учета тех условий, в которых мы живем и в которых будем жить в ближайшем будущем, в смысле оценки тех влияний, которые эти условия могут оказать на ныне существующие организмы, на их потомство и не только людей, но и потомство всего животного мира, который нас окружает и с которым мы находимся в известной взаимозависимости.

Возникает вопрос: какими методами должна руководствоваться эволюционная физиология для того, чтобы охватить те задачи, о которых я только что говорил?

На протяжении многих лет я и мои товарищи по работе придерживаемся того взгляда, что правильное понимание эволюции функций и механизмов, лежащих в основе эволюционного изменения функций, возможно при условии одновременного использования одними и теми же исследователями четырех приемов, принципиально различных, но вместе с тем ведущих к одной цели.

Первый, всем понятный, конечно, путь — это **сравнительная физиология**, это использование материалов сравнительной физиологии, для того чтобы понять, как в зависимости от различных условий существования развились отдельные филетические линии и как одни и те же функции совершенствовались, развивались или, наоборот, выпали на отдельных филетических линиях в результате тех условий, в которых жили эти организмы. Тут встает вопрос о том, как одна и та же функция претерпевает изменения в различных условиях и, с другой стороны, как под влиянием факторов внешней среды первоначально различные функциональные отношения сближаются и приводят к одному и тому же конечному результату.

Эволюционная физиология, конечно, должна базироваться на огромном готовом материале сравнительной физиологии и зоофизиологии, но, с другой стороны, должна и самостоятельно развиваться, искусственно отбирая из всего живого материала тех представителей и те состояния, которые с точки зрения эволюции функций представляют специальный интерес.

Тут, может быть, придется пойти вразрез с представлениями некоторых эволюционистов. Мы считаем, что нужно различать три дисциплины. Первая — это зоофизиология, т. е. описательная физиология отдельных видов, отдельных представителей животного царства, — чрезвычайно важная, очень нужная наука, имеющая огромное теоретическое и еще большее практическое значение. Нам нужно знать все формы жизни, которые представлены сейчас на земле. Другое дело — сравнительная физиология, которая из этого огромного материала зоофизиологии выбирает только определенные объекты и вопросы, дающие возможность сравнения, сопоставления и выяснения определенных закономерностей. И еще более специальные и вместе с тем более сложные требования предъявляет эволюционная физиология, которая не просто сравнивает то, что имеет место в различных условиях существования, но использует экспериментальный метод для того, чтобы понять, как формировались эти функции.

Второй путь — это **использование онтогенетического развития**, следовательно, не изучение функции в филогенезе, а изучение их в онтогенезе. Тут мы имеем меньше готового материала и нам нужно напрячь свои усилия для того, чтобы эту сторону физиологических исследований особенно развить, потому что онтогенетическая физиология сравнительно мало развита в настоящее время. Мы должны стараться охватить своим изучением как эмбриональную стадию развития, так и постнатальную и выявить, когда начинают обнаруживаться зачатки тех или иных функций, на каком этапе развития, как в зависимости от формирования различных морфологических структур меняется функция тех структур, которые уже раньше существовали и развивались независимо. Особенно это касается тех тканей и органов, которые в своем развитии подпадают в известном возрасте под влияние нервной системы и под влияние эндокринных факторов. В результате этих воздействий, эндокринных и нервных, сам ход развития претерпевает очень существенные изменения, и мы должны понять, как шло бы развитие, если бы не вмешалась нервная система, если бы не вмешались определенные эндокринные моменты, если бы нервная система не определила своим влиянием ход развития эндокринных органов и, наоборот, не претерпевала бы сама изменений под их влиянием. Вот с учетом всех этих особенностей мы должны подходить к онтогенетической физиологии для того, чтобы она послужила нам орудием для понимания эволюции функций.

Но перед нами открываются еще новые возможности — это **использование клинического материала.** Я должен сказать, что недаром вопросы эволюционной физиологии подняты не биологами, а врачами. Это кажется парадоксом, но это так, и это объясняется тем, что клиника натолкнула на мысль, что в известных случаях некоторые симптомы болезни представляют собой отголосок того, что имело место на более ранних этапах развития, что в некоторых случаях в патологии мы имеем дело с отголоском эволюционного процесса, с возвращением к тем функциональным отношениям, которые характерны для более ранних периодов развития.

Конечно, особенно легко проводить сопоставление между клиническими симптомами тех или иных заболеваний и теми явлениями, которые мы наблюдаем в онтогенетическом развитии, но и филогенез в этом отношении открывает нам очень многое.

Непосредственно связанным с использованием клинического материала является **использование специальных экспериментальных приемов.**

Эти приемы сводятся к тому, что искусственно создается разобщение отдельных органов и тканей от управляющих ими механизмов, разобщение внутри управляющих механизмов, внутри нервной системы, разобщение отдельных, более низких уровней от уровней более высоких. Затем проводятся наблюдения за изменениями, которые происходят как в низших отделах нервной системы в зависимости от выпадения регулирующих влияний высших отделов, так и в высших — в результате выпадения тех афферентаций, которые исходят из низших отделов. В этом отношении мы особенно богаты потому, что можем производить какие угодно экспериментальные перерезки на животных организмах и таким образом создавать новые условия существования органов, тканей и отделов центральной нервной системы и эндокринных аппаратов, меняющих свою регулирующую функцию под влиянием этих разобщений, и, таким образом, сопоставить эти данные с данными клинической патологии и с данными сравнительной и онтогенетической физиологии.

На основе всех этих четырех методов исследования создается возможность составить представление о том, как шел эволюционный процесс, как менялись функции в процессе их развития. В результате будут установлены не только фактические соотношения (это не будет только описательная картина), но в значительной мере представится возможность выяснить и механизмы взаимодействия, следовательно, до известной степени будут разрешаться и каузальные отношения.

Но этого мало. Эксперимент допускает специальное изучение воздействия внешних факторов. Сейчас мы в этом отношении чрезвычайно богаты, богаты в силу того, что современная наука и техника создали для нас возможность генерировать такие формы энергии, которые раньше были нам неизвестны, а если и были известны, то недоступны были нашему генерированию. В настоящее время они могут генерироваться, улавливаться, регистрироваться и количественно учитываться. Мы все чаще узнаем о существовании в природе тех видов энергии, которые ранее нам не были известны.

Если человечество на всем протяжении своего эволюционного и исторического развития до последних десятилетий знало только ограниченное количество энергий, воздействующих на него в естественных условиях, то за последние десятилетия мы узнали, что многие виды энергии гораздо шире представлены в природе, чем мы до сих пор думали. Какие-нибудь ультразвуки еще недавно казались чем-то искусственно создаваемым человечеством, а в настоящее время выясняется, что в эволюционном процессе они используются и не только генерируются различными представителями животного царства, но и служат им средством сигнализации, воспринимаются, оцениваются ими так, как нами оцениваются звуковые частоты узкого диапазона слышимости. Точно так же радиоволны, которые были открыты нашим соотечественником Поповым и используются широко в телевидении и в радиосвязи, оказывается, генерируются и солнцем; солнечные лучи, которые мы до сих пор оценивали только с точки зрения световой энергии, оказывается, содержат в себе и электромагнитные колебания тех частот, тех длин волны, которые мы используем в радиотехнике.

Так что в эволюционном процессе животные организмы и, в частности, человеческие организмы на протяжении миллионов и миллиардов лет подвергались действию этих электромагнитных волн, а мы только сейчас, за какие-нибудь последние три десятилетия, занялись изучением ультравысоких частот и использованием их в амбулаториях и клиниках для

лечебных, диагностических целей и т. д. Но они существовали в природе и действовали на нас.

До сих пор мы экспериментально изучали действие этих ультравысоких частот с узкопрактической точки зрения — применения их в технике, использования в медицине и т. д., а сейчас они становятся для нас одним из возможных факторов эволюционного процесса, и мы должны к изучению и ультразвуковых частот, и электромагнитных волн различной частоты, и ультрафиолетовых лучей подходить не только с точки зрения влияния их на отдельные функции, на отдельные организмы, но и изучать их с точки зрения их возможной роли в эволюционном процессе, той роли, которую они сыграли в эволюционном процессе, а тем самым и выяснить, какое они могут оказать влияние на будущие поколения.

Если мы используем для изучения всевозможные виды энергии, которые дает нам природа в естественном виде и которые сейчас мы искусственно генерируем и можем градуировать, регистрировать и оценивать количественно, если мы изучим, как они отражаются на развитии тех или иных функций, то получим огромнейший материал для понимания не только хода развития функций, не только истории возникновения функциональных отношений, но и зависимости их от факторов внешней среды.

Таким образом, мы приходим к тому положению, что эволюционная физиология в таком понимании должна охватить очень широкий круг исследований. Она будет целиком переплетаться, конечно, с классической физиологией, с прикладной физиологией и со сравнительной физиологией, но в основе ее будет лежать определенное стремление понять каузальную зависимость хода развития функций от внешних и внутренних факторов и понять те основные линии, по которым протекает эволюция функций и которые в совокупности привели к тому, что эволюционный процесс протекал именно так, как он протекал, а наряду с этим понять, какое разнообразное течение он может принять в зависимости от тех условий, которые будут созданы на нашей планете. Вот основные задачи и основные приемы исследования эволюционной физиологии.

Но спрашивается, исчерпывается ли этим дело? Конечно, дело этим не исчерпывается. Ведь основной принцип, лежащий в эволюционном учении и в учениях наших корифеев физиологической науки, в особенности И. П. Павлова, заключается в том, что организм находится в процессе непрерывного приспособления к среде. Следовательно, одного понимания того, что происходит и под влиянием каких причин происходит, еще недостаточно. Надо выяснить ту приспособительную роль, которую играет эта эволюция функций, понять, как сохранилась жизнь и как она приобретает различные формы в зависимости от того, что живое существо, непрерывно перестраиваясь под влиянием факторов внешней и внутренней среды, приспосабливается к тем условиям, которые возникли. Надо понять, какие условия оказываются гибельными, какие оказываются превзойденными или обеспеченными определенными приспособлениями.

Выяснение ряда приспособительных механизмов, приспособительных изменений функций должно составить опять-таки одну из важных задач эволюционной физиологии. И эволюционная физиология, в таком смысле понимаемая, окажется наукой не только теоретической, но и сугубо практической, потому что она приведет к результатам, которые дадут нам возможность в определенных условиях влиять на ход эволюционного процесса в будущем. Для медицины и зоотехники это весьма важно.

Но особо важные вопросы встают перед нами, когда мы подходим к изучению человеческого организма. Мы хорошо знаем, что человеческий организм на определенном этапе эволюционного развития перестал быть только биологическим существом, а стал существом общественным. Взаимоотношения между людьми привели к тому, что установились определенные общественные отношения. Они явились следствием того, что в эволюционном процессе произошел какой-то скачок, может быть даже не произошел скачок, а нам кажется это скачком, потому что какие-то наши непосредственные предки погибли и остались недоступными для нашего изучения. Но во всяком случае факт то, что человечество выросло над всем остальным животным миром и во многих отношениях превзошло все то, что имеется во всем остальном животном мире, создаются определенные новые формы деятельности и новые формы взаимоотношений с окружающей средой. Человек до известной степени сделался хозяином природы, во всяком случае хозяином некоторых сторон природы, он может сознательно ими управлять и должен в дальнейшем усилить свою деятельность в этом отношении. Люди вступили в определенные взаимоотношения, которых нет у остального животного царства. Человек не только биологическое, но и социальное существо, и это, с одной стороны, стоит в связи с развитием центральной нервной системы человека и с переходом его к новым формам существования, а с другой — эти новые формы существования, новые формы взаимодействия оказываются могучим фактором, влияющим на ход изменения структуры и функций организма.

С этой точки зрения исторический период существования человечества представляет собой, конечно, чрезвычайно важный этап в эволюционном процессе, и эволюционная физиология не может отходить от этого вопроса.

Недавно еще казалось, что эти взаимоотношения, взаимоотношения между людьми, создавшими общественные условия существования и находящимися под влиянием этих общественных факторов, должны явиться границей, на которой физиолог обязан остановиться. Однако, исходя из учения И. П. Павлова и марксистско-ленинской философии, мы позволим себе утверждать, что физиология не должна здесь останавливаться. Весь организм человека со всеми его проявлениями должен сделаться предметом физиологического изучения.

Это не означает, что мы должны отвергнуть существование психологии и целого ряда других наук, наук гуманитарных. Наоборот, наша задача состоит в том, чтобы теснейшим образом связать физиологические исследования с психологическими, чтобы понять те физиологические механизмы, которые обеспечили человеку возможность превратиться из биологического существа в существо одновременно биологическое и социальное, понять те физиологические механизмы, которые обеспечили возможность взаимоотношений между людьми, и, таким образом, сделать этот момент фактором, сознательно направляющим развитие нашего потомства.

Если мы откажемся от этой задачи, то и медицина в значительной ее части, и педагогика, и искусство окажутся совершенно оторванными, выброшенными из естествознания и, таким образом, окажутся вне естественнонаучного изучения. Это не надо понимать как стремление объяснить естественнонаучным образом все социальные отношения. Конечно, это было бы неправильно, но подведение под них определенной физиологической основы должно составлять нашу задачу. В этом отношении,

конечно, исключительно важную роль сыграло учение И. П. Павлова о двух сигнальных системах. Если бы не было двух сигнальных систем, если бы над первой сигнальной системой, общей всему животному царству, не надстроилась вторая сигнальная система, если бы не установились те многообразные влияния одного человеческого организма на другой человеческий организм, которыми мы широко пользуемся и в воспитании, и в образовании наших детей, и в наших постоянных взаимоотношениях друг с другом, то мы не знали бы полностью функциональных взаимосвязей в человеческом организме и взаимоотношений между организмом и средой.

С этой точки зрения венцом эволюционной физиологии должно явиться и до известной степени уже является стремление к изучению высшей нервной деятельности человека в процессе ее формирования, в процессе ее развития. При сравнении человеческого и животного организмов уже с первых часов жизни наблюдается чрезвычайно резкое расхождение в путях развития.

Изучая постнатальное развитие животных и сопоставляя его с постнатальным развитием человеческих организмов, мы видим, как под влиянием второй сигнальной системы существенно расширяется круг возможностей для развития нервной системы, и сами биологические процессы оказываются в значительной степени подчиненными влиянию второй сигнальной системы.

Этот этап построения эволюционной физиологии, конечно, должен нас особенно интересовать, потому что он ведет к познанию человечества и представляет уже стык между природными и общественными факторами, определяющими развитие человеческой личности и его деятельности.

Вот как лично мне и небольшому кругу работающих со мной товарищей представляются задачи и методы исследования эволюционной физиологии. Я знаю, что многие из тех положений, которые мной здесь высказаны, являются далеко не новыми: они давно признаны и давно используются. Может быть, многое из того, что мной высказано, по своим формулировкам окажется неудовлетворительным, но во всяком случае недоучет какого-нибудь из тех моментов, к которым я позволил себе привлечь внимание, мог бы оказать существенно вредное влияние на развитие эволюционной физиологии.

Эволюционная физиология в том понимании, как я здесь изложил, должна составить прочный стержень самостоятельной исследовательской работы, она требует привлечения ряда методов исследования как со стороны физиологов, так и биохимиков, морфологов и психологов для того, чтобы общими усилиями была создана наука, которая дополнила бы эволюционную морфологию и вместе с тем дала бы уже нам ясное и полное представление о том, как в эволюционном процессе сложились, а потом изменились под влиянием исторических условий взаимоотношения между людьми и природой и взаимоотношения людей между собой. Эта высокая задача будет попутно разрешать и целый ряд прикладных практических задач, потому что все наши стремления изучить каузальную зависимость между функциями организма, каузальную зависимость между воздействием внешних факторов и деятельностью организма вместе с тем явятся средством для практической помощи населению нашей родины и населению всего земного шара в защите от ряда вредных факторов, которые имеют место в природе, которые искусственно генерируются нами, применение которых все расширяется. Без знания их роли мы можем оказаться бессильными в борьбе с вредными влияниями. Такая

наука, глубоко теоретическая и имеющая большое практическое значение, должна составить задачу физиологов-эволюционистов.

Я еще раз подчеркиваю, что нигде так не переплетаются интересы теории и практики, как в этом эволюционном изучении физиологии. Мы не только будем знать, как бороться с влиянием тех или иных внешних факторов на организм, но из изучения тех условий, в которых происходит работа в тех или иных научных и производственных учреждениях, получим огромнейший материал для расширения круга наших теоретических представлений. Это единство теории и практики должно всегда лежать в основе нашего подхода к проблеме и должно явиться руководящей нитью, позволяющей нам не отгораживаться от практики жизни и не бояться того, что та или иная задача, тот или иной экспериментальный путь носит характер прикладной науки. Нет науки теоретической и прикладной, есть одна наука, и должна быть одна наука. Практика должна помогать теории, теория должна помогать практике.



О МЕХАНИЗМЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ СПИННОМОЗГОВЫХ КООРДИНАЦИЙ[1]

В настоящей статье я излагаю некоторые соображения, которые складывались у меня в течение ряда лет при сопоставлении законов нервной координации, как они выявляются, с одной стороны, в готовых, унаследованных, спинномозговых рефлексах, с другой — в рефлексах кортикальных, условных, вырабатывающихся в индивидуальной жизни и точнейшим образом уравновешивающих животный организм в условиях его личной жизни. Соображения эти по частям высказывались мной начиная с 1913 г., сначала в лекциях, читанных в Военно-медицинской академии, затем во вступительной лекции в Медицинском институте в сентябре 1920 г., наконец, в более компактной форме они были высказаны мной в докладе 23 ноября 1922 г. на 35-й Физиологической беседе, посвященной памяти Н. Е. Введенского.

Мне кажется, что в деле понимания координационных отношений в центральной нервной системе физиология более всего оказывается обязанной четырем лицам, создавшим главные этапы в этом вопросе. Прежде всего, И. М. Сеченов, установив факт существования внутрицентральных торможений, показал значение тормозных процессов как обязательного фактора координации. Вслед за открытием Сеченова целый ряд исследователей-физиологов занялся разработкой вопроса об участии возбуждения и торможения в различных нервных актах. Но только три физиологические школы дали нам понимание координационных отношений.

Н. Е. Введенский и Шеррингтон[2] изучали механизм координации готовых рефлекторных актов, которыми отвечает животный организм на те или иные раздражения и которые, складываясь в определенной последовательности в цепи, обусловливают сложные и разнообразные по своей интенсивности, экстенсивности и продолжительности нервные акты.

Последний дает нам представление о центральной нервной системе как о сложной системе синаптически связанных нервных элементов, обеспечивающих анатомически связь всех без исключения рецепторных

---

[1] Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6, 1923. Печатается по изданию 1949 г. в кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л.

[2] Здесь речь идет о работах Шеррингтона, направленных на изучение спинномозговых рефлексов и рефлексов мозгового ствола. В этих работах Шеррингтон дал анализ спинномозговых координаций. И. П. Павлов признавал эти работы Шеррингтона и высоко ценил их. Но когда дело дошло до высшей нервной деятельности, Шеррингтон оказался в путах идеалистических, анимистских представлений и поразил весь научный мир высказыванием, что не находит пути, чтобы связать человеческую мысль с мозгом. Он выступил с критикой материалистической концепции И. П. Павлова, который со своей стороны подверг уничтожающей критике в ряде выступлений на своих замечательных «средах» дуалистические, анимистские взгляды Шеррингтона.

пунктов нашего тела со всеми без исключения эффекторными органами, а наряду с этим функционально допускающих распространение возбуждения только по определенным путям, так как остальные оказываются закрытыми тормозным процессом.

Каждое периферическое раздражение, смотря по своему характеру, силе, продолжительности действия, наличию тех или иных сопутствующих раздражений, вызывает то или иное распределение возбуждения и торможения внутри центральной нервной системы, и конечный результат — то или иное эффекторное проявление — есть результат алгебраического суммирования всех тормозных и возбуждающих влияний, которые в данный момент возникают в нервных центрах в итоге всех раздражений, одновременно действующих на различные рецепторы. Это — явления, лежащие в основе так называемой симультанной координации. Но они дополняются координацией сукцессивной, основанной на том, что возбуждение, рассеиваясь по центральной нервной системе, вовлекает различные мышечные группы в деятельность в известной последовательности, что свершившийся эффекторный акт, например двигательный, является сам раздражителем проприоцептивных аппаратов и источником возникновения новых афферентных импульсов, ведущих к новому перераспределению возбуждения и торможения в центральной нервной системе и, следовательно, к новым рефлекторным эффектам. Этому способствует то, что внутри самих нервных центров наличие того или иного основного нервного процесса — возбуждения или торможения — создает возникновение или по меньшей мере наклонность к возникновению противоположного состояния: возбуждение переходит в торможение, торможение в возбуждение (индукция).

Таким образом, возникает вслед за мимолетным раздражением последовательная смена целого ряда рефлекторных эффектов, до тех пор, пока не установится в центральной нервной системе новое равновесие между возбуждением и торможением. Мы видим, что сложная синаптически связанная система невронов с функциональной точки зрения представляется в виде тончайшей мозаики из очагов, находящихся в различной степени возбуждения и торможения, мозаики, которая от мгновения к мгновению меняет свою картину, так как под влиянием массы постоянно наступающих раздражений, то экстероцептивных, то проприоцептивных, происходит непрерывное перемещение возбуждения и торможения, нарушение равновесия между ними то в ту, то в другую сторону, переход их друг в друга, и т. д. Но все эти изменения носят строго закономерный, предопределенный, фиксированный характер, и задача исследователя сводится к тому, чтобы точно выяснить, какому (качественно и количественно) раздражителю и при наличии каких условий какой будет соответствовать эффект.

Что же внес в изучение координационных отношений И. П. Павлов? Он направил свое внимание на изучение мозговой коры, которая даже в зрелом возрасте, после окончательного анатомического сформирования, в значительной своей части представляет собой tabula rasa. И. П. Павлов экспериментально доказал, что любой индифферентный раздражитель, не являющийся в силу каких-либо врожденных, наследственно передаваемых условий возбудителем рефлекторной деятельности, можно сделать возбудителем любой рефлекторной деятельности, если только повторно сочетать его во времени с возбудителем того или иного предуготовленного рефлекса. Возможность образования таких «условных» рефлексов поистине безгранична, и если мы не находим у животных полной спутанности отно-

шений, хаотического реагирования всеми деятельностями на все раздражения, то потому, что параллельно с процессом образования новых условных рефлексов постоянно происходит процесс выработки в коре мозга различных видов так называемого в н у т р е н н е г о т о р м о ж е н и я — угасание, условное торможение, дифференцировка, запаздывание, — благодаря которому проявление условных рефлексов ограничивается, вгоняется в известные рамки, уточняется, так что из всей массы образующихся условных рефлексов только известное число сохраняется и осуществляется и притом только при строго определенных условиях: среди массы анатомических элементов, составляющих кору, образуются новые функциональные пути, по которым дается возможность распространения возбуждения, в остальных путях вырабатывается тормозная реакция, ограждающая их от возбуждения. Для всех видов внутреннего торможения характерным является то, что они возникают из возбуждения в любом пункте мозговой коры, если условный рефлекс не подкрепляется, т. е. если возбуждение не находит себе выхода в хорошо проторенное и притом возбужденное русло безусловной рефлекторной дуги.

Существенно важно, что и возбуждение, и торможение, как они проявляются в условных рефлексах, обнаруживают наклонность к чрезвычайно широкой и равномерной иррадиации по мозговой коре, благодаря чему в период образования новых условных рефлексов наряду с определенным раздражителем, вводимым нами в связь с безусловной реакцией, в эту связь вступает громадный ряд более или менее отличных от него раздражителей, а в период выработки внутреннего торможения, например дифференцировки, процесс торможения распространяется по коре, захватывает отдаленнейшие области коры и мешает проявлению и тех условных рефлексов, которые сохраняют свой положительный знак. И р р а д и а ц и я и о б р а т н а я к о н ц е н т р а ц и я в о з б у ж д е н и я и т о р м о ж е н и я вначале носят простой линейный характер (захватывая ближайшие очаги раньше и в большей степени, чем отдаленные), но с течением времени, по мере тренирования определенных элементов (или синапсов?) в том и другом направлении, создаются очаги, встречающие иррадиирующий тормозной процесс реакцией возбуждения и иррадиирующую волну возбуждения тормозным противодействием.

Таким образом, вся поверхность мозга превращается опять-таки в тончайшую мозаику очагов, реагирующих на то или иное раздражение различными степенями возбуждения и торможения, которые, иррадиируя из первичных очагов, борются, вступают в коллизию, пересиливают друг друга окончательно или временно, сменяют друг друга, переходят друг в друга и т. д., и всякому раздражителю, при наличии определенных сопутствующих условий, соответствует определенная фиксированная картина распределения возбужденных и заторможенных очагов возбуждения, но эта картина является прижизненно созданной, более или менее случайной, характерной только для данного индивида или для индивидов, оказавшихся в совершенно равных условиях личной жизни, и, что особенно важно, лишь временной: изменятся условия личной жизни, прекратятся совпадения тех или иных раздражений с деятельным и недеятельным состоянием рефлекторных дуг, и вся эта сложная картина сотрется, сгладится, и на том же поле установятся еще новые связи, те же раздражители вступят в связь с другими рефлекторными актами, с прежними рефлекторными актами свяжутся новые раздражения, раздражители-возбудители превратятся в агентов тормозных, раздражители-тормоза превратятся в возбудителей; сложные картины взаимодействия тормо-

жения и возбуждения будут сменять друг друга, на смену одним координационным отношениям вступят другие, но механизм координационных отношений и механизм возникновения этих координационных отношений будет все тот же.

Таким образом, мы видим, что элементарные нервные процессы, имеющие место в различных отделах центральной нервной системы и составляющие сущность координационных отношений, являются общими.

Однако между обеими группами фактов существует коренное отличие: Павлов, исходя из индифферентного раздражителя, образует новую рефлекторную связь и, ставя вновь возникший рефлекс в те или иные условия, создает по своему произволу из сырого пластического материала те или иные координационные отношения и, таким образом, изучает процесс формирования координационных отношений; работы Шеррингтона направлены к изучению готовых координационных отношений. Если прибегнуть к аналогии из другой области человеческого знания, можно уподобить работу Шеррингтона работе химика-аналитика, работу Павлова — работе химика, осуществляющего синтез химических соединений. Как в химии анализ готовых соединений не дает полной картины знания и химик начинает понимать основные свойства и внутреннюю структуру соединения лишь после того, как осуществит синтез его, и начинает понимать именно на основании тех промежуточных процессов, которые обеспечили возможность синтеза, так и в физиологии координационных отношений изучение условных рефлексов является средством для постижения тех путей, по которым идет история возникновения координаций. И если стать на точку зрения общебиологического закона, что эволюция индивида совершается по тем же законам, по которым совершалась эволюция вида, то мы оказываемся перед утверждением, что изучение условных рефлексов открывает нам пути функциональной эволюции нервной системы: готовые координационные отношения, с которыми мы родимся, образовались в течение тысячелетий по тем же основным законам, по которым образуются новые условные координационные отношения в течение недель, а иногда и дней и часов в нашей индивидуальной жизни.

Например, можно думать, что так называемая «реципрокная иннервация антагонистических мышц» — возникновение противоположных состояний в центрах антагонистических мышц — есть явление выработанное, что когда-то раньше процесс возбуждения диффузно охватывал всю массу мозгового вещества без различия и антагонистические мышцы, возможно и вся мускулатура, сокращались одновременно и только позднее на основе выработки дифференцировок и условных тормозов (в возникновении которых, может быть, существенную роль сыграли простое механическое противодействие мышц друг другу и показания проприоцептивных афферентных волокон двигательного аппарата) установились реципрокные взаимоотношения антагонистических мышц. Можно думать, что определенные рефлексогенные зоны, самыми разнообразными путями пересекающие области первичных сегментарных дерматом, возникли путем дифференцировок, как потом в индивидуальной жизни возникают вновь, по совершенно новым условным узорам, рефлексогенные зоны условных рефлексов, не имеющие ничего общего с рефлексогенными зонами спинномозговых рефлексов. Все это — лишь догадки и предположения, и если я их высказываю здесь, то только потому, что они, во-первых, могут явиться руководящими нитями в толковании различных явлений нормальной и патологической физиологии, а во-вторых,

без предварительных догадок нельзя найти пути к выяснению вопроса, как и откуда взялись сложнейшие координационные отношения.

Но, спрашивается, есть ли у нас какие-либо фактические основания для подобных представлений? Позвольте остановиться на одном маленьком факте, допускающем, как мне кажется, интересные в этом отношении выводы. Дело касается вопроса об иррадиации возбуждения. Мы видели, что, по данным Павлова и его школы, в коре мозга, органе условных рефлексов, иррадиация возбуждения является очень обширной и притом имеет диффузный характер, захватывая по пути все элементы. В спинном мозгу иррадиация совершается по определенным путям, вовлекая в деятельность последовательно определенные части мускулатуры.

Пфлюгер установил впервые пути распространения рефлексов под названием закона иррадиации. Однако впоследствии оказалось, что закон иррадиации есть лишь частный случай, получающийся при раздражении задней конечности у лягушки. Если экспериментировать на других животных и применять раздражение различных областей тела, то обнаруживаются для каждого отдельного случая свои пути иррадиации. На первый взгляд разница между корой и спинным мозгом громадная. Но, во-первых, мы видели, что по мере упрочения координационных отношений волна иррадиации в коре дает знать себя все меньше и меньше, так что наконец некоторые очаги как бы совершенно обходит, а во-вторых, следующий факт указывает, что и в спинном мозгу имеет место та же диффузная иррадиация, являющаяся отголоском той эпохи, когда весь спинной мозг in toto приводился в деятельное состояние.

20 апреля 1921 г. я совместно с моей сотрудницей К. И. Кунстман перерезали у собаки задние (афферентные) корешки спинномозговых нервов левой задней конечности (3—7-го поясничных и 1—2-го крестцовых). Первые дни после операции наблюдался вялый паралич задней левой конечности с потерей тонуса. В дальнейшем тонус восстановился, начали обнаруживаться рефлекторные движения деафферентированной конечности. В локомоторных актах левая задняя конечность не принимала участия, оставаясь временами подтянутой, большей же частью волочась по полу. Собака ходила на трех ногах, устанавливая заднюю правую по средней линии. Такое положение, вполне совпадающее с указаниями прежних авторов, оставалось с 17 мая по 12 июля, когда обнаружено развитие сильной экстензорной контрактуры в деафферентированной конечности, как это ранее наблюдал Биккель. Контрактура стала настолько резкой, что для сгибания конечности в том или ином суставе требовалась значительная сила, а по прекращении пассивного сгибания конечность с силой возвращалась в разогнутое состояние. На фоне этой постоянной экстензорной контрактуры обнаружены правильные ритмические усиления экстензии в два ритма: 1) частые и слабые, 2) более редкие и сильные. При внимательном наблюдении обнаружено точное и постоянное совпадение этих более редких ритмических экстензий с дыхательной ритмикой, именно со вдохом. 2 августа обнаружено значительное повышение флексорного тонуса в правой («нормальной») задней конечности. На фоне этой постоянной флексорной контрактуры заметны ритмические правильные флексии правой конечности, совпадающие с вышеописанными экстензиями левой и со вдохом. Эти явления были демонстрированы нами на физиологической беседе 6 сентября 1921 г.[3]

---

[3] К. И. Кунстман и Л. А. Орбели. Демонстрация собаки с деафферентированной задней конечностью. Русск. физиол. журн., т. 4, в. 1—6, 1921.

Толковать описанные факты приходится, очевидно, следующим образом. Под влиянием ли деафферентации, или под влиянием побочных осложняющих моментов в определенных отделах спинного мозга установилось нарушение нормальной возбудимости: слева — повышение возбудимости экстензоров, справа — повышение возбудимости флексоров. Это повышение возбудимости выражалось, во-первых, контрактурой — слева экстензорной, справа флексорной — под влиянием постоянных тонизирующих импульсов из лабиринта и двигательного аппарата, во-вторых, ритмическими сокращениями экстензоров слева и флексоров справа под влиянием в о л н в о з б у ж д е н и я, и р р а д и и р у ю щ и х п р и к а ж д о м д ы х а т е л ь н о м и м п у л ь с е и з д ы х а т е л ь н о г о ц е н т р а п о в с е м у с п и н н о м у м о з г у. Это указывает на то, что даже такой старый, постоянно упражняемый специальный процесс возбуждения, как дыхательный импульс, обладает наклонностью к самой широкой, безграничной и притом диффузной иррадиации.

Пока речь шла об ответных сокращениях экстензоров левой конечности, можно было считать иррадиацию специальной, направленной по определенным путям, можно было думать, что экстензия конечностей может иногда входить как компонент в дыхательный акт. Но это объяснение стало невозможным с того момента, как выступили явления справа: сокращения флексоров, совпадающие с тем же вдохом. Очевидно, речь идет именно о диффузной волне иррадиации, которая одинаково и безразлично разливается по всему спинному мозгу, охватывая как экстензорные, так и флексорные центры. Но обычно эта иррадиирующая волна возбуждения оказывается замаскированной, скрытой, благодаря наличию противоположных тормозных влияний; в очагах же, патологически измененных, где нормальное равновесие между торможением и возбуждением оказывается нарушенным в пользу возбуждения, она дает тот эффект, который соответствует состоянию центров.

Иначе говоря, мы получаем основание для уподобления координационных отношений в коре и в спинном мозгу в отношении иррадиации возбуждения: неограниченная, диффузная, линейная иррадиация, захватывающая по пути все, не есть особенность только молодых, вновь возникающих корковых процессов; она имеет место и в наиболее старых спинномозговых актах, она только глубоко упрятана позднее выработавшимися тормозными влияниями, как она упрятывается и в корковых процессах по мере упрочения и уточнения координационных отношений. И то, что мы обычно называем иррадиацией возбуждения по спинному мозгу, есть выработанное распространение возбуждения по определенным путям.[4]

Но дальше возникает вопрос, можем ли мы приписывать спинному мозгу способность выработки координационных отношений по тем законам, которые установлены учением об условных рефлексах: ведь доказано, что образование условных рефлексов есть корковый процесс, а вся подкорковая часть, лишенная коры, представляет собой вполне

---

[4] Когда я развивал эту мысль на заседании 23 ноября 1922 г., я не знал о существовании работы Альфельда относительно характера дыхательных движений у недоношенных плодов. Альфельд устанавливает два типа дыхания недоносков: 1) с поверхностными, 2) с глубокими дыхательными движениями. Последние сопровождаются оживленными движениями конечностей. (Цит. по: D e d e k, Folia neurobiologica, Bd. VII, № 6, 1913). Мне кажется, что это является подтверждением правильности моего толкования.

сформированный и неспособный к образованию условных связей отдел нервной системы. Но, с одной стороны, тут надо иметь в виду фактор времени: то, что в сфере условных рефлексов разыгрывается в несколько часов в индивидуальной коре мозга, может быть, разыгрывается в течение тысячелетий в низших отделах мозга и притом не в одном индивидуальном мозге, а в мозгах сотен и тысяч поколений. То, что мы называем условными и безусловными рефлексами, есть лишь крайние представители длинного ряда рефлекторных деятельностей, среди которых мы находим такие, которые нельзя с достаточным основанием отнести ни к той, ни к другой группе. С другой стороны, нужно иметь в виду, что выработка старых координационных отношений, о которых мы говорим, должна была происходить в спинном мозгу в то время, когда он представлял собой единственный отдел нервной системы и когда лабильные элементы, отошедшие впоследствии в процессе эволюции мозга в область полушарий, входили еще, хотя бы в зачаточном виде, в состав спинного мозга. Если спинной мозг в настоящем его виде не образует условных связей, то из этого не следует, что он их не образовывал раньше, до отдифференцирования pallium.

На это обстоятельство я особенно обращаю внимание, потому что его часто упускают из виду. Так, Эдингер, образовав условные рефлексы у рыб, пришел к выводу, что условные рефлексы не требуют участия pallium, — вывод совершенно неправильный, потому что они осуществляются без pallium там, где pallium влит в субпаллиальные образования, если же удалить достаточно сформированный pallium у более высокоорганизованных животных, то условные рефлексы исчезают и более не образуются. Спинной мозг высокоразвитого животного не является полным аналогом спинного мозга рыбы или спинного мозга наших древнейших предков.[5]

Мы видим, что в вопросе о механизме возникновения координационных отношений, как условных корковых, так и безусловных спинномозговых,

[5] На том же основании я считаю необходимой чрезвычайную осторожность в применении сравнительно-физиологической точки зрения к разрешению некоторых вопросов физиологии большого мозга. В процессе эволюции организмов именно эволюция мозга, особенно паллиальной части его, идет с особенной быстротой наряду с чрезвычайным усложнением функциональной деятельности мозга. И в этом отношении перенос выводов о конструкции мозговых полушарий с одного животного на другое и с животных на человека может повести к недостаточно обоснованным положениям. Так, от беспаллиальных рыб, через амфибий и рептилий с зачаточным pallium мы переходим к птицам, имеющим сравнительно хорошо выраженный pallium. Он представляет собой проекцию воспринимающих поверхностей, однако без ясного намека на локализацию проекционных зон, которые у млекопитающих отчетливо выражены. Но и среди млекопитающих у низших, например собак, нет резкого разграничения области проекции различных рецепторных органов — имеется довольно широкое наслаивание проекционных зон друг на друга. У обезьян и особенно у человека pallium чрезвычайно развертывается, проекционные зоны раздвигаются, и для меня не представлялось бы удивительным, если бы явилась необходимость расчленения корковой поверхности человеческого мозга на проекционные и ассоциационные зоны, как это и делает Флексиг: коре человеческого мозга в течение индивидуальной жизни человека приходится вырабатывать такую большую цепь постоянно сменяющихся и наслаивающихся друг на друга координационных мозаичных картин за счет все нового и нового комбинирования афферентных показаний с различными эффекторными деятельностями, возникающие и фиксирующиеся комбинации так многочисленны, сложны и разнообразны, что собственно проекционные зоны, занятые сравнительно ограниченным (в общем, может быть, таким же, как и у собак) числом перципирующих элементов, могут оказаться почти затерянными среди массы элементов, обеспечивающих в тысячи раз более сложную и разнообразную, чем у собак, работу анализа, комбинирования, установления временных связей и, что особенно важно, установления комплексных связей между проекциями различных рецепторов.

существенную роль играет взаимодействие процессов возбуждения и торможения, а во многих случаях и непосредственный переход их друг в друга (внутреннее торможение, последовательная индукция). Это является одним из наиболее трудных пунктов современной физиологии нервной системы, и надо сказать, что пониманием этой стороны дела физиология наиболее обязана Н. Е. Введенскому.

Исходя из упомянутых выше данных своего учителя И. М. Сеченова, Введенский начал их разрабатывать с совершенно иной точки зрения, иными путями и на иных объектах, чем Шеррингтон и Павлов. Он занялся изучением взаимоотношений возбуждения и торможения не в сложных координационных аппаратах, а в наиболее простых аппаратах — нерве и мышце — и показал лучше, чем кто-нибудь, теснейшую и интимнейшую связь этих двух процессов. По его представлению, процесс торможения, для которого Сеченов допускал сначала существование особых центров, не только не требует особых центров, но может быть вызван в любом кусочке возбудимого вещества любым агентом, вызывающим возбуждение, и должен быть рассматриваем как особая степень возбуждения: эти два процесса не только родственны, но представляют собой две степени и две модификации одного и того же нервного процесса. Это положение Введенского является результатом многолетней работы его и его сотрудников.

В другом, более раннем ряде работ Введенский показал, что рефрактерное состояние (которое, с моей точки зрения, должно рассматриваться как самый первый и распространенный случай торможения) является свойством не только сердечной мышцы, но обязательным спутником всякого возбуждения, в какой бы возбудимой ткани оно ни возникло, и разница между различными возбудимыми тканями сводится, между прочим, к относительной разнице в продолжительности периода возбуждения и рефрактерной фазы. Он же показал, что рефрактерная фаза сменяется фазой экзальтационной, что позволяет установить аналогию с явлениями электротона, с одной стороны, и явлением последовательной индукции в нервных центрах — с другой. Все эти данные вместе дают нам право заключить, что всякое раздражение, вызывающее в возбудимой ткани, в том числе и в нервной, процесс возбуждения, тем самым вызывает неизбежно и процесс торможения.

Захотим ли мы вместе с Н. Е. Введенским считать торможение высшей степенью возбуждения, принявшего «стойкую и неколеблющуюся» форму, или нет, во всяком случае мы должны признать, что никогда и нигде не бывает возбуждения, которое не несло бы в себе, наряду с собой или вслед за собой элемента торможения. Эти два процесса во всяком случае неразрывно связаны. И если мы припомним, что уже в отношении рефрактерной фазы эволюционная дифференцировка тканей заключается в установлении различий в относительной степени и продолжительности фазы видимого возбуждения и фазы рефрактерной, то мы легко поймем, как в лабильных нервных центрах происходит в известные моменты видимое обособление этих процессов — преобладание процесса торможения или возбуждения, поймем, как наряду с этим один процесс переходит в другой, как они, наконец, друг друга индуцируют.



О ПОСЛЕДСТВИЯХ ДЕАФФЕРЕНТАЦИИ ЗАДНЕЙ КОНЕЧНОСТИ У СОБАК[1]

Несколько лет тому назад мы опубликовали в кратком сообщении (Кунстман и Орбели, 1921) результаты наблюдений над собакой, у которой была произведена деафферентация левой задней конечности путем экстрадуральной перерезки задних корешков 3—7-го поясничных и 1—2-го крестцовых нервов. Среди всех явлений наше внимание особенно привлек один феномен, до нас, насколько нам известно, не описанный: на фоне резкой экстензорной контрактуры, развившейся в деафферентированной конечности, через 3 месяца 8 дней после операции выступили правильные ритмические экстензорные движения, совершавшиеся обычно в два ритма — слабые движения в частом ритме, более объемистые и сильные в более редком ритме.

При внимательном наблюдении обнаружилось, что эти более редкие и объемистые движения в точности совпадали с дыхательными движениями, именно с началом каждого вдоха. Так как феномен наблюдался в течение многих месяцев, была полная возможность тщательно проверить эту связь как путем простого контроля глазом, так и путем одновременной графической регистрации дыхательных экскурсий грудной клетки и экстензорных движений задней конечности. Феномен этот был демонстрирован тогда же в одном из соединенных заседаний Научного института им. П. Ф. Лесгафта и Физиологического общества им. И. М. Сеченова. Однако мы не имели возможности снабдить краткий печатный отчет, имевшейся в нашем распоряжении, кривой.

Факт постоянно повторявшегося совпадения экстензорных движений деафферентированной конечности с дыхательными движениями был нами объяснен как проявление ослабления или выпадения тормозных процессов, нормально возникающих под влиянием афферентных импульсов со стороны самой конечности, и повышенной в силу этого реактивности соответственных сегментов в отношении волн возбуждения, широко иррадиирующих при каждом дыхательном импульсе из дыхательного центра по всей центральной нервной системе. Факт этот и данное нами объяснение были впоследствии использованы одним из нас (Орбели, 1923) как подтверждение теоретических соображений о механизме возникновения спинномозговых координаций. В виду крайней важности феномена, с одной стороны, и наличия у первого животного осложняющих моментов, с другой, мы решили повторить опыт с деафферентацией задней конечности уже со специальной задачей наблюдения над явлениями иррадиации

---

[1] В соавторстве с К. И. Кунстман. Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 9, в. 2, 1924.

и притом с соблюдением возможных предосторожностей от различных осложнений. Действительно, у первой собаки операция протекала длительно, с большим разрушением позвонков, обильным кровотечением, значительной травматизацией мозга и его оболочек; послеоперационное течение характеризовалось гнойным воспалительным процессом в подкожной клетчатке, правда, быстро прекратившимся после раскрытия кожной раны, но, быть может, захватившим и более глубокие слои тканей. Двигательные и трофические расстройства были слишком значительны, чтобы можно было целиком отнести их на счет деафферентации: именно в первые 10 дней после операции в конечности наблюдался полный вялый паралич, который вскоре перешел в спастический паралич, с резко выраженными рефлекторными реакциями на раздражение симметричной конечности (например, перекрестный коленный феномен), наконец, через 2 месяца и 20 дней присоединилась контрактура, на фоне которой через 18 дней выступил интересующий нас феномен. Все это вместе говорило за возможность травматизации передних корешков (вялый паралич вначале) и боковых столбов или области связи пирамидных волокон с двигательными клетками (спастические явления, контрактура). Действительно, на секционном столе обнаружены: почти полная атрофия мускулатуры деафферентированной конечности; значительного протяжения и плотности рубец, спаивавший твердую мозговую оболочку с остатками позвонков и мускулатурой и вплотную охватывавший передние корешки; приращение твердой оболочки к поверхности мозгового вещества. Наконец, микроскопическое исследование, произведенное по нашей просьбе приват-доцентом Военно-медицинской академии Б. С. Дойниковым, которому еще раз приносим благодарность, показало наряду с перерождением в задних столбах белого вещества (двухсторонним) еще и воспалительно-деструктивные изменения в области вхождения перерезанных задних корешков в задние рога серого вещества. Вся картина, таким образом, оказывалась чрезвычайно сложной, и хотя самый факт совпадающих движений и сделанные выводы об иррадиации возбуждения нисколько этим не подрывались, однако было неясно, является ли повышение возбудимости и легкая реакция на иррадиирующие волны возбуждения первичным последствием самой деафферентации или тех или иных сопутствующих моментов.

26 января 1923 г. нами была оперирована вторая собака (Топс). Под морфийно-эфирно-хлороформенным наркозом вскрыт позвоночник на протяжении нижних трех поясничных позвонков и верхней части крестца и перерезаны задние корешки 4—7-го поясничных, 1—3-го крестцовых нервов. При этом вскрытие позвоночного канала произведено не слишком широко, благодаря чему избегнуты сколько-нибудь значительное кровотечение и возможность последовательного сплющивания спинного мозга послеоперационным рубцом. При перерезке корешков следили за тем, чтоб не выворачивать мозга из канала, не производить растяжения и разминания передних корешков и не травматизировать сквозь твердую оболочку вещества мозга. Операция протекла гладко, без осложнений, тянулась 2 ч. 40 м.

Послеоперационный период протекал вполне нормально, без повышения температуры и без воспалительных явлений. Сами последствия деафферентации оказались гораздо более ограниченными, но зато более понятными с точки зрения именно деафферентации.

Прежде всего следует отметить, что с первого дня и до сих пор (1 год и 7 месяцев после операции) мы никогда не видели у этой собаки явлений

вялого паралича: конечность все время сохраняла значительную подвижность, притом бо́льшую, чем можно было предполагать.

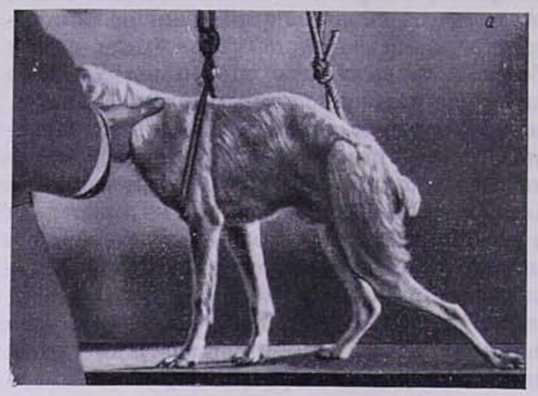
В первое время после операции (12 дней) деафферентированная конечность была сильно подтянута, согнута во всех трех суставах, так, как это бывает у собак при каком-либо поранении или вообще повреждении лапы; это подтянутое положение равно сохранялось как при лежании, так и при стоянии и ходьбе. В этот период левая задняя конечность в локомоторных движениях не участвовала. Что мы в этом случае имели дело не с контрактурой, видно были из того, что это длительное упорное флексорное состояние могло быть прекращено сильным раздражением, например щипком противоположной здоровой лапы. По-видимому, в период развивавшегося, но еще незаконченного перерождения всей совокупности афферентных волокон, идущих от конечности, происходило непрерывное раздражение тех очагов спинного мозга, к которым эти волокна подходят, что как бы симулировало раздражение конечности и вызывало тонические сгибательные рефлексы. Временами это раздражение, по-видимому, становилось очень сильным или, может быть, брали перевес над другими ноцицептивные элементы, потому что неоднократно собака взвизгивала, как от сильной боли, сгибание конечности при этом усиливалось, собака поворачивала голову к деафферентированной конечности и облизывала ее, все это при отсутствии каких-либо реальных внешних раздражений.

В дальнейшем эти явления раздражения исчезли, и тогда отчетливо выступили явления выпадения афферентных импульсов, которые выражались в том, что собака как бы забывала свою деафферентированную конечность то в одном, то в другом положении, или в сильно согнутом, или в сильно разогнутом. Два фотографических снимка, сделанные в один и тот же день, с промежутком между съемками около $^1/_4$—½ часа, показывают оба характерных положения (рис. 1). Как видно, при разогнутом положении собака упиралась не подошвенной, а тыльной стороной лапы, — обстоятельство, поведшее вскоре к образованию глубокой язвы. Те же отношения наблюдались и при ходьбе: собака бегала на трех ногах, то держа деафферентированную конечность в согнутом положении, то свесив ее и волоча ее за собой. Временами конечность вступала в согласованную с другими конечностями локомоторную работу.

По-видимому, то или другое положение конечности всецело определялось совокупностью раздражений, идущих из остальных нормальных частей тела, и ни в какой мере не корригировалось ею самой ввиду отсутствия показаний со стороны собственных афферентных аппаратов. Вот в этот-то период особенно отчетливо проявились явления широкой иррадиации возбуждения в центральной нервной системе. Деафферентированная конечность, лишенная контроля над собой, представляла собой как бы флюгер, который реагировал на все без исключения раздражения, падавшие на животное, и принимал участие во всех двигательных актах сопутствующими движениями.

Достаточно было произвести какой-либо шорох или шум, стукнуть ногой, ударить в ладоши, свистнуть, чтобы конечность тотчас же произвела то или иное размашистое движение, характер которого зависел, по-видимому, от исходного положения конечности: чаще всего, если лапа была опущена, наступало резкое сгибание в тазобедренном суставе, так что получалось движение, напоминавшее «отдание чести»; при согнутом исходном положении конечность как бы падала, но нередко движение носило характер абдукции.

В этот же период совершенно отчетливо выступил и описанный нами ранее феномен совпадения движений деафферентированной конечности с дыхательными экскурсиями, именно с началом вдоха. Конечно, так же как у первой собаки, явление это могло ясно обнаружиться, когда не было внешних раздражений, вызывавших только что описанные реакции, и когда собака не производила других движений, вовлекавших деафферентированную конечность.



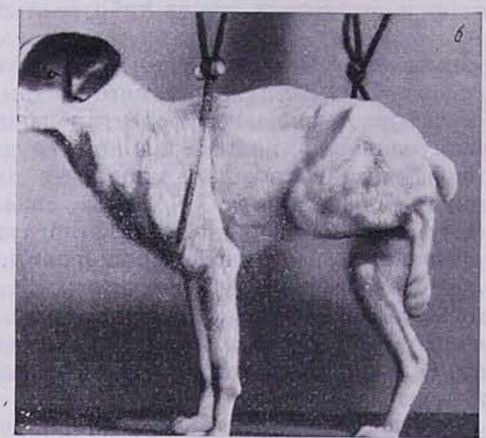


Рис. 1. Характерные положения деафферентированной конечности.

а — в разогнутом положении (опора на тыльную сторону лапы); *б* — в согнутом положении.

Феномен можно было наблюдать и при стоячем положении животного, но лучше всего он выступал, если укладывали собаку на спину в удобную, мягкую люльку и дожидались, пока она, с прекращением внешних раздражений, успокаивалась или даже начинала дремать. При этих условиях можно было подолгу следить за «дыхательными движениями» задней конечности. Движения эти не носили какого-либо постоянного характера: чаще всего и на протяжении наибольшего периода времени приходилось наблюдать резкие экстензорные движения во всех суставах, временами наступали правильные ритмические абдукции в тазобедренном суставе. Был период времени (в декабре 1923 г.), когда движения были гораздо сложнее: при каждом вдохе наступали правильно сменяющиеся абдукции — экстензии — аддукции с очень большой дугой движения.

Так же как у первой собаки, феномен наблюдался в течение многих месяцев, и, так же как там, наблюдались периоды усиления или почти полного его исчезновения — либо в силу пониженной возбудимости спинного мозга, либо, наоборот, вследствие чрезмерной реактивности животного, исключавшей возможность сколько-нибудь длительного успокоения конечности. Чем объясняются эти колебания общей возбудимости животного, мы сказать не можем. Феномен «дыхательных движений» конечности у этой собаки был неоднократно демонстрирован нами на лекциях и при посещениях лаборатории, был демонстрирован одним из нас (Кунстман, 1924) на юбилейном заседании Научного института им. П. Ф. Лесгафта 14 декабря 1923 г., наконец, зарегистрирован как кинемографически, так и обычным графическим путем. Приводимые здесь кривые показывают

совершенно точное совпадение ритмических движений деафферентированной конечности с дыхательными движениями (рис. 2).

Пользуемся случаем тут же опубликовать кривую, полученную от первой собаки (Бобик, рис. 3).

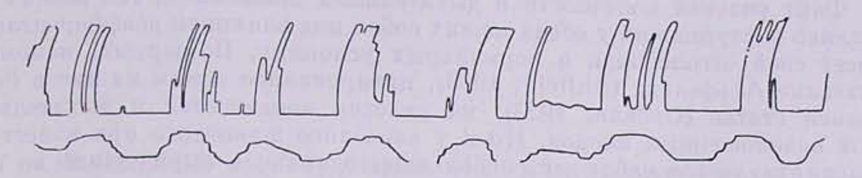


Рис. 2. Совпадения движений деафферентированной конечности с дыхательными. Собака Топс (12 IV 1923).

Верхняя кривая — движения деафферентированной конечности; *нижняя* — дыхательные движения (направление кривых снизу вверх соответствует вдоху и экстензии в колене).

Описываемая в данной статье собака (Топс) живет и по настоящее время, и в ее координационных отношениях не выступило чего-либо существенно нового.

Уже сравнительно скоро после операции, когда деафферентированная конечность начала вступать в согласованную с другими конечностями



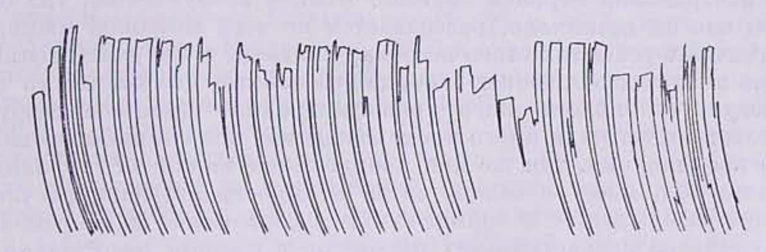


Рис. 3. Совпадения движений деафферентированной конечности с дыхательными. Собака Бобик (6 VIII 1921).

Верхняя кривая — дыхательные движения (вдох направлен снизу вверх); *нижняя* — движения деафферентированной конечности (направление сверху вниз соответствует экстензии в колене). Концы пишущих рычажков были расположены не вполне правильно на одной вертикали — рычажок дыхательных движений выступал на несколько миллиметров вперед.

локомоторную деятельность, она стала подвергаться очень значительной травматизации: собака ставила лапу то на тыльную, то на подошвенную сторону, в обоих случаях движения носили более резкий и порывистый характер, чем в норме, ввиду отсутствия проприоцептивных и ноцицептивных показаний; результатом этой травматизации явились язвы на тыльной поверхности стопы и у места прикрепления ахиллова сухожилия к пяточной кости с последующим разрушением ахиллова сухожилия и глубокой флегмоной. Для сохранения жизни собаке пришлось ампути-

ровать конечность в середине голени. Это, конечно, значительно ограничивает наблюдение над деафферентированной конечностью и, может быть, несколько меняет характер движений, но основные явления остаются и по настоящее время неизменными.

Факт участия конечности в дыхательных движениях, так резко и отчетливо выступивший у обеих наших собак под влиянием деафферентации, имеет свой отголосок и в нормальных условиях. Во-первых, напомним указание Альфельда (Ahlfeld, 1905), цитированное одним из нас в более ранней статье (Орбели, 1923), на участие конечностей в дыхательном акте недоношенных плодов. Но и у взрослого животного при известных условиях удается наблюдать небольшие, одинаково выраженные во всех конечностях движения в момент вдоха. Нам пришлось наблюдать их в известных стадиях наркоза у собак и на вторые сутки после децеребрации у кошек. Н. В. Веселкин (устное сообщение) наблюдал их в начальный период паратиреопривной тетании у собак. Но во всех этих случаях дело ограничивается лишь умеренным вздрагиванием или небольшими движениями в лучезапястных, голеностопных и пальцевых суставах, в нашем случае имели место очень размашистые и сильные движения одной конечности в области больших суставов и притом в условиях, когда нормальные конечности не обнаруживают никаких движений. Это является показателем того, что деафферентация, связанная с устранением притока к известным очагам нормальных импульсов с периферии или может быть с какими-то ненормальными процессами питания в этих очагах, обнаруживает в каррикатурно-усиленной форме явление, которое в раннем эмбриональном состоянии представляет собой норму, а в зрелом возрасте стушевывается и сводится почти на нет новыми отношениями.

Интерес описываемого феномена заключается в том, что он является прекрасной иллюстрацией неограниченного распространения возбуждения в центральной нервной системе. Всякое возбуждение, где бы и от чего бы оно ни возникало, рассеивается по всей мозговой массе, и если мы в обычных условиях этого не обнаруживаем, а получаем только чрезвычайно точно ограниченные координированные движения, то это есть уже результат определенного уравновешивания процесса возбуждения торможениями того или иного происхождения. Вся спинномозговая врожденная координация, так же как координация корковая, индивидуально приобретаемая, имеет в основе своей не пространственно расчлененные процессы возбуждения и торможения, а постоянное одновременное наличие обоих антагонистических процессов в каждом решительно пункте центральной нервной системы с пространственно расчлененным преобладанием того или другого антагониста в каждый отдельный момент.

Литература

Кунстман К. И. (1924), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 8.
Кунстман К. И. и Л. А. Орбели (1921), Русск. физиол. журн., т. 4, в. 1—6.
Орбели Л. А. (1923), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6.
Ahlfeld (1905), цит. по: Dedek (1913), Folia neurobiologica, Bd. VII, № 6.



ВЛИЯНИЕ АДРЕНАЛИНА НА ПСЕВДОМОТОРНЫЕ (ТОНОМОТОРНЫЕ) ЯВЛЕНИЯ В МУСКУЛАТУРЕ ЯЗЫКА[1]

Высказанное одним из нас (Орбели, 1923) предположение, что симпатические нервные волокна могли бы иметь для поперечнополосатой мускулатуры такое же значение, какое автономные волокна (симпатические и парасимпатические) имеют для мышцы сердечной, подтвердилось в ряде исследований, произведенных над скелетной мускулатурой лягушки (Гинецинский, 1923, 1926; Стрельцов, 1924; Лебединский, 1926). Именно, показано было, что раздражение симпатических волокон, идущих к задней конечности, вызывает изменения основных функциональных свойств периферического нервно-мышечного прибора: возбудимости, сократительности, скорости проведения и тоничности. Важно было найти указания на наличие аналогичных отношений в случае поперечнополосатой мускулатуры млекопитающих, хотя, конечно, здесь эффекты должны в значительной степени осложняться неизбежными сосудодвигательными явлениями. В качестве объекта для изучения был выбран в первую очередь своеобразный случай деятельности поперечнополосатой мускулатуры, описанный впервые Вюльпианом (Vulpian, 1873), изученный более детально Гейденгайном (Heidenhain, 1883) и известный в литературе под различными названиями: вюльпиан-гейденгайновского феномена, парадоксального сокращения мышц (Цион, 1888), псевдомоторной (Heidenhain, 1883) и тономоторной (Frank, 1923a—1923c) деятельности мышц. Суть явления заключается в том, что через 5—6 дней после перерезки моторного нерва языка (n. hypoglossus) чувствительный нерв (n. lingualis) приобретает двигательные свойства: раздражение его периферического конца, в норме дающее только вазодилятаторный эффект, начинает вызывать сокращения мышц языка, но сокращения особенные, тонические, резко отличные от обычных быстрых сокращений, вызываемых раздражением hypoglossi; они наступают после отчетливо уловимого, иногда довольно продолжительного скрытого периода, постепенно усиливаются и остаются еще довольно долго (много секунд, иногда несколько минут) по прекращении раздражения. Гейденгайн выяснил, что эти псевдомоторные явления обусловлены раздражением проходящих в n. lingualis сосудорасширяющих волокон chordae tympani, а ученик его Рогович (1885) показал, что аналогичные явления могут быть вызваны в мускулатуре верхней губы при раздражении ansae vieusennii, содержащей в своем составе сосудорасширители для этой области. Наконец, в 1894 г.

[1] В соавторстве с Л. Г. Фидельгольцем. Доложено на 62-й Физиологической беседе 27 марта 1925 г. Основные результаты упомянуты в статье Л. А. Орбели в «Сборнике, посвященном 75-летию И. П. Павлова» (1924). Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2, 1927.

Шеррингтон получил такие же псевдомоторные тонические сокращения в мышцах задней конечности, раздражая периферические нервы после перерезки корешков спинальных нервов через сроки, вполне достаточные для перерождения моторных нервов. Относительно роли сосудорасширителей было показано и Гейденгайном, и Роговичем, и впоследствии Ван-Рийнберком, и Франком, что хотя наступление тонических сокращений всегда обусловливается раздражением именно тех нервных стволов, которые содержат в себе сосудорасширители, однако псевдомоторные явления нельзя считать попросту результатом расширения сосудов. Эти эффекты могут быть расчленены при варьировании условий опыта.

Этот вюльпиан-гейденгайновский феномен, почти совершенно забытый, был в последние годы подвергнут проверке и пересмотру в связи с гипотезой де Бура о симпатическом происхождении тонуса поперечнополосатых мышц. Именно Ван-Рийнберк исследовал вопрос об участии симпатических волокон в наступлении псевдомоторных явлений и показал, что: 1) ни в одном из описанных до настоящего времени случаев перерезка симпатического компонента периферических нервов не создает почвы для возникновения псевдомоторных явлений, и, наоборот, эта почва создается при перерезке чисто моторных волокон, независимо от того, перерезан или сохранен компонент симпатический; 2) раздражение симпатических волокон никогда не вызывает тономоторных явлений, за исключением labialis phenomen Роговича, но в этом случае, как давно известно, в виде исключения, в симпатической системе проходят сосудорасширители.

Занимаясь далее изучением зависимости между сосудорасширительными и псевдомоторными явлениями, Ван-Рийнберк, между прочим, испытал введение адреналина в язычную артерию и обнаружил, что хотя само введение адреналина псевдомоторных явлений не вызывает, но, несмотря на резкое сужение сосудов, не только не препятствует наступлению псевдомоторных эффектов от раздражения n. lingualis, но даже во многих случаях усиливает их. Ван-Рийнберком этот факт дальнейшему анализу подвергнут не был.

Франк со своими сотрудниками подошел к изучению псевдомоторных эффектов, исходя из представления об обязательном антагонизме между симпатической и парасимпатической системами и пользуясь химическими раздражителями. Оказалось, что после заблаговременной перерезки моторных нервов, в условиях, обеспечивающих наступление псевдомоторных эффектов, последние могут быть вызваны не только электрическим раздражением сосудорасширяющих нервов, но и внутривенным введением парасимпатомиметического яда — ацетилхолина, причем это касается всех случаев, не исключая и labialis phenomen Роговича; псевдомоторные эффекты парализуются атропином; что касается адреналина, то он не только никогда (и в верхней губе!) не вызывает псевдомоторных явлений, но даже создает временное препятствие для их наступления. Франк приходит к заключению о тройной иннервации поперечнополосатых мышц: обычно известные двигательные нервы вызывают быстрые сокращения (одиночные и тетанические), действуя на фибриллярный аппарат; парасимпатические волокна, действуя на саркоплазму, обусловливают наступление тонических сокращений и тонуса (особые, отличные от сосудорасширителей, но им сопутствующие «тономоторные» волокна), а симпатические, являясь антагонистами парасимпатических, тонус тормозят и наступлению тонических сокращений препятствуют. Чтобы обойти случаи, не подходящие под эту схему (сосудорасширители

и тономоторные волокна для верхней губы в симпатической системе, для конечностей в задних корешках спинномозговых нервов), Франк предлагает разграничение между симпатическими и парасимпатическими волокнами проводить не по признаку морфологическому — прохождению в тех или иных нервных стволах и анатомических образованиях, а по признаку химическому или физиологическому — наличию адреналинотропной (физиологический симпатикус) или холинотропной (физиологический парасимпатикус) рецептивной субстанции. Расхождение своих данных с данными Ван-Рийнберка в вопросе о действии адреналина на тономоторные явления (благоприятное влияние у Ван-Рийнберка и тормозящее у Франка) Франк пытается объяснить тем, что Ван-Рийнберк вводил адреналин интраартериально, а Франк интравенозно.

Таким образом, совершенно бесспорным является тот факт, что псевдомоторные (тономоторные) действия вызываются при раздражении именно тех нервных стволов, которые содержат в своем составе вазодилятаторы, независимо от того, какой системе они принадлежат, и что эффекты не являются простым последствием гиперемии. Но нужно ли считать ответственными за этот результат особые тономоторные волокна, проходящие всегда вместе с вазомоторными, или же это второй параллельный вазодилятации эффект тех же вазодилятаторных волокон — этот вопрос остается открытым. Что касается роли адреналина и, может быть, симпатической иннервации в том громадном большинстве случаев, где вазодилятаторы не принадлежат симпатической системе, то тут возникают противоречия и в фактической стороне, и в возможном толковании. С нашей точки зрения, можно было бы себе представить, что симпатические волокна и адреналин могут вызывать изменения в функциональной способности мышц языка и таким образом создавать почву благоприятную, как в опытах Ван-Рийнберка, или неблагоприятную, как в опытах Франка, для выявления тономоторных эффектов или, наконец, то ту, то другую, смотря по условиям опыта и по характеру раздражения. Для признания таких антагонистических влияний со стороны одних и тех же пучков симпатических волокон в отношении скелетных мышц лягушки имеется теперь достаточно большой и убедительный материал в данных Стрельцова и Гинецинского. С точки зрения наших работ, существенно важно, конечно, получить указания на эффекты непосредственного раздражения самих симпатических волокон, но так как эта задача в случае мускулатуры языка представляет известные технические трудности, то мы решили впредь до преодоления этих трудностей воспользоваться внутривенным введением адреналина как приемом, возбуждающим симпатические аппараты на периферии. Правда, строить окончательные выводы на основании опытов с адреналином нельзя, но как ориентировочный материал они могут оказаться очень ценными. Попутно мы собрали новый материал по вопросу о независимости тономоторных и сосудорасширяющих эффектов, причем применили обычный в физиологии, но почему-то до сих пор не примененный к данному случаю прием раздражения n. lingualis через различные сроки после его перерезки и притом варьировали характер электрического раздражения.

Методика

Все опыты поставлены на собаках. Операции производились в безусловно асептической обстановке, опыты с раздражением также выполнялись с соблюдением возможной чистоты в тех случаях, где предполагалось

повторить опыт несколько раз на одной и той же собаке. Перерезка n. hypoglossi производилась обычным порядком на периферии несколько ниже отхождения rami descendentis, т. е. перерезке подвергались и чисто бульбарные двигательные волокна, и симпатические, вступающие в ствол hypoglossi у самого выхода из костного канала. Для затруднения регенерации иссекался кусочек около 1—$^1/_2$ см. Опыты ставились через различные сроки после перерезки n. hypoglossi (от 4 до 31 дня), всегда под комбинированным наркозом: 0.9 см^3 1%-го раствора morphii hydrochlorici на 1 кг веса под кожу, затем вдыхание смеси 1 части хлороформа с 2 частями эфира. N. lingualis выпрепаровывался на протяжении нескольких сантиметров и перерезался как можно выше, чтобы при раздражении периферического отрезка не наступало забрасывания тока на мышцы и на n. hypoglossus. Для раздражения служил прерывистый индукционный ток от обычной дю-буа-реймоновской катушки с 1 аккумулятором в первичной цепи. В качестве прерывателей служили: для тетанизирующих токов собственный вагнеровский молоточек индукторпя, а для более редких серий прерыватель Фуко.

Наблюдение тономоторных эффектов и гиперемии велось простым глазом, причем старались отмечать в протоколах все видимые явления: степень фибрилляции, степень и время наступления гиперемии, скрытый период, скорость развития, степень и длительность тономоторного эффекта. Для удобства наблюдения пасть собаки держали все время открытой, подтянув шнурком клыки нижней челюсти к штативу, при положении собаки на спине. Язык покоился на твердом нёбе, а тономоторные эффекты выражались поднятием его к нижней челюсти.

Расчленение вазодилятаторных и тономоторных влияний n. lingualis

Уже прежними исследователями показано, что какого-либо постоянного параллелизма между тономоторными и вазодилятаторными эффектами не наблюдается. Еще резче это явление выступает на фоне развивающегося перерождения волокон n. lingualis. Если в норме раздражением свежеперерезанного n. lingualis удается обычно получить оба эффекта как при частых, так и при редких ритмах раздражения, то уже с 4—5-го дня после перерезки n. lingualis совершенно ясно обнаруживается наклонность редких (около 5 ударов в 1 сек.) ритмов вызывать вазодилятаторные эффекты без каких бы то ни было моторных эффектов и, наоборот, наклонность обычных частых тетанизирующих раздражений давать тономоторные эффекты без всякой уловимой на глаз гиперемии или с гиперемией очень слабой и наступающей значительно позже.

Примером могут служить следующие выдержки из протоколов.

С о б а к а № 1

1 XII 1923. Перерезан правый n. hypoglossus.
10 XII 1923. Опыт I.
7 ч. 55 м. — перерезан правый n. lingualis.
8 ч. 20 м. — раздражение правого n. lingualis; прерыватель Фуко (редкий ритм), р. к. 120 мм; вслед за гиперемией язык медленно подымается.
8 ч. 30 м. — то же раздражение; р. к. 90 мм; тот же эффект.
8 ч. 32 м. — то же.
8 ч. 40 м. — то же раздражение; р. к. 100 мм; тот же эффект.

15 XII 1923. Опыт II (5 дней после перерезки n. lingualis).
12 ч. 59 м. — раздражение n. lingualis d.; прерыватель Фуко (редкий ритм), р. к. 100 мм; гиперемия, движений нет.
1 ч. 07 м. — то же раздражение; р. к. 90 мм; гиперемия, быстро сдающая, движений нет.
17 XII 1923. Опыт III (7 дней после перерезки n. lingualis).
10 ч. 40 м. — раздражение n. lingualis d.; прерыватель Фуко (редкий ритм), р. к. 50 мм; резкая гиперемия, движений нет.
10 ч. 55 м. — то же раздражение; р. к. 40 мм; тот же эффект.
11 ч. 15 м. — раздражение n. lingualis d. тетанизирующим током (частый ритм, прерыватель — вагнеровский молоточек); р. к. 70 мм; слабое покраснение, язык подымается, поворачиваясь, затем медленно опускается.
18 XII 1923. Опыт IV (8 дней после перерезки n. lingualis).
6 ч. 25 м. — раздражение n. lingualis d. тетанизирующим током (обычный прерыватель индуктория); р. к. 70 мм; язык, не краснея, подымается, поворачивается, по прекращении раздражения ложится, борясь несколько секунд с тяжестью.

Разница в адекватности различных ритмов раздражения выступает иногда и в опытах со свежеперерезанным n. lingualis. Например:

Собака № 6

3 II 1924. Опыт I (13 дней после перерезки n. hypoglossi). Перерезан n. lingualis d. Раздражение его тетанизирующим током давало двигательные эффекты без видимой гиперемии.

В некоторых случаях оба вида раздражения вызывают как тономоторные, так и вазодилятаторные эффекты, но с резкой разницей как в скорости наступления, так и в интенсивности явлений. Например:

Собака № 2

20 XII 1923. Опыт I (19 дней после перерезки n. hypoglossi d.). Перерезан и взят на лигатуру n. lingualis d.
2 ч. 20 м. — раздражение n. lingualis тетанизирующим током (частый ритм); р. к. 160 мм; язык подымается, позже наступает покраснение.
2 ч. 35 м. — то же раздражение; р. к. 185 мм; тот же эффект.
22 XII 1923. Опыт II (21 день после перерезки n. hypoglossi, 2 дня после перерезки n. lingualis).
5 ч. 45 м. — раздражение n. lingualis тетанизирующим током (частый ритм); р. к. 165 мм; язык быстро подымается, покраснение наступает позже.
6 ч. 15 м. — раздражение n. lingualis в редком ритме (прерыватель Фуко); р. к. 130 мм; резкое покраснение, лишь значительно позже язык медленно подымается.

В общем, все относящиеся сюда данные могут быть представлены в виде табл. 1.

Таким образом, ясно, что уже в норме раздражение n. lingualis частыми тетанизирующими токами очень легко вызывает тономоторные явления; что касается гиперемии, то она или слабо выражена, или запаздывает. Наоборот, при редких ритмах раздражения очень легко и отчетливо выступает гиперемия с очень слабыми запаздывающими тономоторными явлениями. По мере перерождения волокон n. lingualis это избирательное отношение к различным ритмам раздражения становится

ТАБЛИЦА 1

Наблюдаемый эффект	№ собаки	№ опыта	Число наблюдений	Число дней от перерезки		Ритм раздражения	Расстояние катушек, в мм	Примечания
				n. lingualis	n. hypoglossi			
Гиперемия без двигательных явлений	1	II	3	5	14	Редкий	100 90 90	У собаки № 1 в день перерезки n. lingualis тономоторные явления наблюдались и при этом ритме.
	1	III	3	7	16	»	60 50 40	
	2	III	2	4	23	»	120 90	В опыте II тономоторные явления наблюдались и при этом ритме.
Двигательный тономоторный эффект без гиперемии или при слабой гиперемии	1	III	3	7	16	Частый	70	При редком ритме гиперемия.
	1	IV	5	8	17	»	70	Гиперемии нет и при редком ритме.
	1	V	2	9	18	»	60 50	
	6	I	6	0	13	»	140 145 150	В конце опыта. После адреналина.
	8	I	6	0	18	»	160 150	
Сначала тономоторное, а потом уже вазодилятаторное действие	2	I	7	0	19	Частый	160 170 185 150	
	2	II	1	2	21	»	165	
	2	III	4	4	23	»	140 120 60	
	3	II	6	8	17	»	70	Кроме одного наблюдения, все на фоне адреналина или никотина.
	3	III	1	17	26	»	70	
	4	II	1	14	14	»	70	
	6	I	3	0	13	»	120	
	6	II	5	3	16	»	120 110 140 130	Как на фоне адреналина, так и без него.

еще резче, вплоть до полного расчленения эффектов. Из этого с несомненностью явствует, что эти две реакции — сосудистая и тономоторная — не стоят в причинной связи друг с другом. Что касается вопроса о наличии раздельных самостоятельных нервных волокон для обоих эффектов, то этот вопрос не может считаться выясненным, так как различные сроки перерождения и различные оптимумы ритмов могут иметь место и в случае деления одного и того же аксона и связи двух коллатералей с различными периферическими приборами, обладающими различной функциональной подвижностью.

Влияние адреналина на тономоторные явления

Для оценки влияния адреналина мы старались у каждой собаки и в каждом опыте установить сначала надлежащий ровный фон, подобрав такие промежутки между соседними раздражениями, чтобы не сказывались явления утомления; придерживались затем равных промежутков, равных силы и длительности раздражения, как при контрольных, так и при адреналинных раздражениях. Адреналин фирмы «Park a. Davis» в форме таблеток растворялся каждый раз непосредственно перед впрыскиванием (1 таблетка на 1 см³ рингеровской жидкости) и вводился в бедренную вену в количестве 1—2 таблеток; каждое введение сопровождалось впрыскиванием 2 см³ рингеровской жидкости во избежание задержки адреналина в канюле. Впрыскивание всякий раз сопровождалось резкими эффектами: сначала замедление, даже иногда остановка, затем ускорение деятельности сердца, нередко apnoe, побледнение видимых слизистых оболочек, расширение зрачка. Что касается языка, то на нем всякий раз можно было видеть мертвенное побледнение, сморщивание, похолодание, ослабление фибрилляций, если таковые были налицо, как это в громадном большинстве случаев бывает на стороне перерезки n. hypoglossi. Никогда нам не пришлось наблюдать ни малейшего намека на сокращения язычной мускулатуры, и даже, наоборот, некоторая степень тонуса, которая у многих собак оставалась постоянной в результате предшествующих раздражений n. lingualis, после адреналина пропадала, и язык, как дряблая, сморщенная, бледная, слегка синюшная тряпка, пассивно лежал на твердом нёбе. Через 2—3 мин. от момента впрыскивания (если специальные задачи не требовали иного промежутка) обычно производилось раздражение n. lingualis, которое во всех без исключения случаях сопровождалось отчетливыми тономоторными эффектами, так что ни о каком устранении адреналином тономоторных эффектов не могло быть и речи.[2]

Следующие выдержки из протоколов могут служить иллюстрацией.

Собака № 3

31 XII 1923.

Опыт I (9 дней после перерезки n. hypoglossi). Перерезан n. lingualis и сделан ряд раздражений.

5 ч. 20 м. — впрыснут адреналин.

---

[2] Единственный случай, когда раздражение n. lingualis вслед за введением адреналина осталось без тономоторного эффекта, находит себе объяснение в том, что перед этим было произведено раздражение периферического отрезка n. hypoglossi, еще не перерожденного и давшего двигательный эффект, а это могло внести тормозящие влияния. Впоследствии это тормозящее влияние n. hypoglossi и было действительно подтверждено А. Г. Гинецинским и Л. А. Орбели (1927).

5 ч. 22 м. — язык мертвенно бледен; произведено раздражение n. lingualis в редком ритме (Фуко); р. к. 100 мм; язык поднялся и повернулся.

22 I 1924

Опыт IV (31 день после перерезки n. hypoglossi и 22 дня после перерезки n. lingualis).

4 ч. 36 м. — вводится адреналин.
4 ч. 39 м. — язык совершенно бел; раздражение n. lingualis тетанизирующим током; р. к. 70 мм; двигательный эффект.

Собака № 5

26 I 1924

Опыт I (9 дней после перерезки n. hypoglossi). Перерезан и взят на нитку n. lingualis, произведены контрольные раздражения.

10 ч. 29 м. — впрыснут адреналин.
10 ч. 32 м. — раздражение n. lingualis тетанизирующим током; р. к. 100 мм; двигательный эффект, позже покраснение.

Большинство опытов с адреналином показали отчетливое благоприятствующее влияние адреналина на тономоторные эффекты. Это благоприятствующее влияние выявлялось в различных формах, смотря по постановке опыта. Если для раздражения применялся ток максимальной силы, дававший и без адреналина сильные эффекты, то действие адреналина сказывалось увеличением продолжительности тонического сокращения — удлинением последействия. Например:

Собака № 3

31 XII 1923

Опыт I (9 дней после перерезки n. hypoglossi). Перерезан n. lingualis.

4 ч. 34 м. — раздражение n. lingualis; прерыватель Фуко (редкий ритм), р. к. 100 мм; язык поднялся, переворачиваясь и краснея.
4 ч. 45 м. — то же.
4 ч. 55 м. — то же.
5 ч. 20 м. — введение 1 см³ адреналина (1 таблетка).
5 ч. 22 м. — раздражение n. lingualis; язык поднялся, поворачиваясь; поднявшись до дна ротовой полости, около 5 мин. борется с тяжестью и лишь в 5 ч. 30 м. ложится вполне.
5 ч. 30 м. — то же раздражение; обычный эффект.

Если для раздражения применялся ток пороговой силы, дававший в норме едва заметные тономоторные явления или даже вовсе их не дававший, то вслед за адреналином при той же силе тока получались уже вполне отчетливые, иногда сильные тономоторные эффекты. Например:

Собака № 3

8 I 1924

Опыт II (17 дней после перерезки n. hypoglossi и 9 дней после перерезки n. lingualis).

2 ч. 10 м. — раздражение n. lingualis; р. к. 70 мм; слабый двигательный эффект с легким покраснением.
2 ч. 17 м. — то же раздражение; легкое покраснение, двигательного эффекта нет.

2 ч. 21 м. — введение 2 $см^3$ адреналина (2 таблетки).
2 ч. 23 м. — раздражение n. lingualis; резкий двигательный эффект с поворотом языка.
2 ч. 34 м. 30 с. — то же раздражение; двигательного эффекта уже нет.

Особенно резко это сказывается в опытах с далеко зашедшим перерождением n. lingualis. В одном случае на 22-й день после перерезки обоих нервов эффекты получились только после адреналина.

Собака № 4

12 I 1924

Опыт II (21 день после перерезки обоих нервов).
1 ч. 0 м. — раздражение n. lingualis тетанизирующим током; р. к. 80 мм; без эффекта.
1 ч. 6 м. — то же раздражение; р. к. 70 мм; без эффекта.
1 ч. 7 м. — то же раздражение; р. к. 60 мм; без эффекта.
1 ч. 13 м. 45 с. — введение 2 $см^3$ адреналина (2 таблетки).
1 ч. 18 м. — раздражение n. lingualis; р. к. 70 мм; двигательный эффект с переворачиванием языка.
1 ч. 29 м. 30 с. — тетанизирующее раздражение; р. к. 70 мм; без эффекта.
1 ч. 33 м. 10 с. — введение 2 $см^3$ адреналина (2 таблетки).
1 ч. 36 м. 10 с. — раздражение n. lingualis; р. к. 70 мм; двигательный эффект.
1 ч. 37 м. 10 с. — то же раздражение; эффект слабее.
1 ч. 40 м. — то же раздражение; без эффекта.

Во многих случаях раздражение n. lingualis ведет к усилению фибрилляций, имеющихся обычно в языке после перерезки n. hypoglossi. Это усиление фибрилляций или предшествует тоническому общему движению языка, или даже иногда составляет единственный результат раздражения n. lingualis. Хотя адреналин, как было указано выше, фибрилляций сам не вызывает и даже уничтожает или ослабляет наличные фибрилляции, однако на фоне адреналина n. lingualis приобретает способность усиливать фибрилляции еще резче, чем в норме. Нередко это составляет единственную форму, в которой может быть обнаружено действие адреналина.

Оптимум влияния адреналина обнаруживается не сразу после впрыскивания, а через 4—6 мин., как это видно, например, в следующем опыте (одном из 7 аналогичных).

Собака № 3

8 I 1924

Опыт II (17 дней после перерезки n. hypoglossi и 8 дней после перерезки n. lingualis).
2 ч. 58 м. — раздражение n. lingualis; р. к. 70 мм; едва заметный двигательный эффект.
3 ч. 2 м. — введение 2 $см^3$ адреналина (2 таблетки).
3 ч. 3 м. — раздражение n. lingualis; р. к. 70 мм; слабый двигательный эффект.
3 ч. 4 м. — то же раздражение; двигательный эффект усилился.
3 ч. 5 м. — то же раздражение; двигательный эффект еще сильнее.
3 ч. 6 м. — то же раздражение; двигательный эффект еще сильнее.
3 ч. 8 м. — то же раздражение; двигательный эффект слабее.

Такое постепенное развитие влияния адреналина с оптимумом на 4—6-й минуте наблюдалось нами 7 раз.

В табл. 2 дана сводка всех опытов, касающихся влияния адреналина на тономоторные эффекты.

ТАБЛИЦА 2

В чем выразилось влияние адреналина	№ собаки	№ опыта	Число наблюдений	Число дней от перерезки n. lingualis	Число дней от перерезки n. hypoglossi
В увеличении длительности тонического сокращения	3	I	1	0	9
	3	II	1	8	17
	3	III	1	17	26
	6	I	1	0	13
В повышении раздражительности и в усилении эффекта	3	II	12	8	17
	3	III	13	17	26
	3	IV	2	22	31
	4	II	4	14	14
	6	II	5	3	16

Представленный материал с достаточной убедительностью свидетельствует о том, что адреналин создает условия, благоприятные для проявления тономоторных явлений, хотя сам этих явлений не вызывает. В действии адреналина можно усмотреть и батмотропные, и инотропные, и тонотропные влияния в отношении тономоторной деятельности. Это дает все основания думать, что такие же эффекты должны получиться и под влиянием симпатической нервной системы. Но, конечно, никогда не исключена возможность того, что адреналин наряду со специфическими симпатомиметическими влияниями оказывает еще и другие, побочные химические влияния. Кроме того, не исключена возможность и косвенных влияний адреналина через изменение химизма крови. Только опыты с непосредственным раздражением симпатических волокон могут дать окончательный ответ на все эти вопросы. Они будут представлены в статье А. Г. Гинецинского и Л. А. Орбели (1927).

Литература

Гинецинский А. Г. (1923), Русск. физиол. журн., т. 6.
Гинецинский А. Г. (1926), Русск. физиол. журн., т. 9.
Гинецинский А. Г. и Л. А. Орбели (1927), Русск. физиол. журн., т. 10.
Лебединский А. В. (1926), Русск. физиол. журн., т. 9.
Орбели Л. А. (1923), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6.
Орбели Л. А. (1924), Сб., посвящ. 75-летию И. П. Павлова, Л.
Рогович Н. (1885), Pflüg. Arch., Bd. 36.
Стрельцов В. В. (1924), Русск. физиол. журн., т. 7.
Цион (1888), Gesammelte physiologische Arbeiten. Berlin.
De Boer (1913), Folia neuro-biologica, Bd. 7.
De Boer (1915), Zeitschr. f. Biologie, Bd. 65.
Frank (1923a), Pflüg. Arch., Bd. 197.
Frank (1923b), Pflüg. Arch., Bd. 198.
Frank (1923c), Pflüg. Arch., Bd. 199.
Heidenhain (1883), Arch. f. Physiol., Supplementband zum Jahrgang.
Sherrington (1894), цит. по: Van-Rijnberk, 1917.
Van-Rijnberk (1915), Arch. Neerl. des Sciences Exactes et Naturelles, sér. IIIB, t. 2, 3.
Van-Rijnberk (1917), Arch. Neerl. de Phys., t. 1.
Vulpian (1873), Compt. rend. de l'Académie des Sciences, t. 76.

ВЛИЯНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ СИМПАТИЧЕСКИХ И БУЛЬБАРНЫХ ВОЛОКОН N. HYPOGLOSSI НА ТОНОМОТОРНЫЕ ЯВЛЕНИЯ В ЯЗЫКЕ СОБАКИ[1]

Л. А. Орбели и Л. Г. Фидельгольц (1927) представили материал, свидетельствующий о том, что адреналин оказывает благоприятствующее влияние на тономоторные явления в языке собаки; это благоприятствующее влияние выразилось в повышении возбудимости, усилении и удлинении тонических сокращений, вызванных раздражением n. lingualis. Это давало известные основания для рассмотрения явлений на поперечнополосатой мускулатуре языка млекопитающих с той же точки зрения, которая была развита Л. А. Орбели (1923, 1925) и для мышц лягушки экспериментально подтверждена А. Г. Гинецинским (1923, 1926) и В. В. Стрельцовым (1924). Однако делать окончательные выводы на основании опытов с адреналином не представлялось возможным. Орбели и Фидельгольц рассматривали свои опыты как ориентировочные, считая существенно важным произвести раздражение симпатических волокон, направляющихся к языку, и испытать влияние этого раздражения на тономоторные явления.

Л. А. Орбели и А. В. Тонких (1927) разработали технику высокой перерезки n. hypoglossi, гарантирующей полную сохранность симпатической иннервации языка и позволяющей раздельно раздражать симпатический и бульбарный компоненты n. hypoglossi. Ряд оперированных ими таким образом собак и был использован нами в целях выяснения влияния волокон n. sympathici и моторных бульбарных волокон n. hypoglossi на ход тономоторных явлений в языке.

Обстановка опытов была в общем та же, что и в работе Орбели и Фидельгольца, с тем отличием, что при препаровке нервов приходилось не только перерезать и брать на нитку n. lingualis, но еще и подготовлять к раздражению симпатические или бульбарные волокна, или же те и другие. В тех случаях, когда предполагали, что волокна n. hypoglossi бульбарного происхождения уже переродились, и надо было раздражать симпатический его компонент, отыскивали, выпрепаровывали и перерезали hypoglossus на периферии и брали на нитку периферический отрезок. В тех же случаях, где можно было ожидать неполного перерождения бульбарного компонента или где требовалось раздражать его в чистом виде, не раздражая симпатических волокон, приходилось выпрепаровывать hypoglossus вплоть до полости бывшей bullae osseae и освобождать от окружающей ткани, в большинстве случаев рубцовой, участок нерва между местом оперативной перерезки и местом вхожде-

[1] В соавторстве с А. Г. Гинецинским. Доложено на 81-й Физиологической беседе 4 июня 1925 г. Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2, 1927.

ния симпатических волокон. Для раздражения симпатического компонента в этих случаях освобождали верхний шейный узел и подходящий к нему шейный симпатический ствол, отделяющийся на этом уровне от блуждающего нерва, и брали на нитку кусочек n. vagosympathici, перерезав его ниже лигатуры и, кроме того, перерезав n. vagus или тотчас выше отхождения n. sympatici, или даже у места выхода из костного канала. Раздражение верхнего, взятого на нитку отрезка n. vagosympathici в этих случаях могло вести только к воздействию на органы головы via n. sympathici.

Для раздражения нервов служили две пары серебряных электродов, несущих прерывистый индукционный ток от двух отдельных индукционных катушек Дю Буа Реймона: одна — для n. lingualis — имела в первичной цепи 2-вольтовый аккумулятор и обычный электромагнитный прерыватель; другая — для n. sympathicus или для pars bulbaris n. hypoglossi — питалась от городского тока с 50 периодами в секунду, проведенного через ламповый реостат. Во всех опытах сначала определяли порог раздражения n. lingualis и затем через постоянные промежутки времени испытывали раздражение либо пороговыми, либо супралиминальными, либо максимальными токами. Установив в ряде раздражений нормальный ход явлений (скорость наступления и степень сокращения, длительность последействия, а также степень гиперемии), вводили во время одного из промежутков раздражение либо n. sympathici, либо n. hypoglossi с таким расчетом, чтобы оно продолжалось от 30 до 60 сек. и было закончено непосредственно (или, вернее, за 5 сек.) до начала очередного раздражения n. lingualis.

Эти комбинированные раздражения затем сопровождались еще одним или двумя контрольными раздражениями одного n. lingualis.

Опыт 1. 21 I 1925. Собака весом 14 кг. N. hypoglossus перерезан 20 XII 1924

Morphium mur. 0.07 под кожу. Наркоз смесью хлороформа с эфиром

Период раздражения	Раздражаемый нерв	Сила тока, в мм расстояния катушек санного аппарата	Реакция на раздражение
10 ч. 25 м.—10 ч. 25 м. 15 с.	n. lingualis	150	Усиление фибрилляций, двигательного эффекта нет.
10 ч. 26 м. 30 с.—10 ч. 27 м.	n. sympathicus	130	—
10 ч. 27 м.—10 ч. 27 м. 15 с.	n. lingualis	150	Отчетливое поднятие языка.
10 ч. 29 м.—10 ч. 29 м. 15 с.	» »	150	Фибрилляции, движения нет.
10 ч. 33 м.—10 ч. 33 м. 15 с.	» »	150	То же.
10 ч. 34 м. 30 с.—10 ч. 35 м.	n. sympathicus	130	—
10 ч. 35 м.—10 ч. 35 м. 15 с.	n. lingualis	150	К концу раздражения язык поднялся.
10 ч. 37 м.—10 ч. 37 м. 15 с.	» »	150	Движения нет.
10 ч. 40 м.—10 ч. 41 м.	» »	160	То же.
10 ч. 44 м.—10 ч. 45 м.	n. lingualis и одновременно с ним sympathicus	160 130	Сильное поднятие языка. —
10 ч. 49 м.—10 ч. 50 м.	n. lingualis	160	Движения нет.

Опыт 2. 2 II 1925. Собака весом 12 кг. N. hypoglossus перерезан 24 I 1925

Morphium mur. 0.07. Наркоз смесью хлороформа с эфиром

Период раздражения	Раздражаемый нерв	Сила тока, в мм расстояния катушек санного аппарата	Реакция на раздражение
10 ч. 47 м.—10 ч. 47 м. 20 с.	n. lingualis	140	Слабое движение на 17-й секунде раздражения. Последействие 20 сек.
10 ч. 50 м.—10 ч. 51 м. 20 с.	» »	140	Движения нет.
10 ч. 52 м.—10 ч. 53 м.	n. sympathicus	120	—
10 ч. 53 м.—10 ч. 53 м. 20 с.	n. lingualis	140	На 7-й секунде раздражения полное поднятие языка. Язык некоторое время после окончания раздражения соприкасается с дном рта, потом медленно опускается. Возвращение к исходному положению через 1 м. 15 с. после окончания раздражения.
10 ч. 56 м.—10 ч. 56 м. 20 с.	» »	140	Чуть подвернулся край языка.
10 ч. 59 м.—10 ч. 59 м. 20 с.	» »	140	То же.
11 ч. 1 м.—11 ч. 2 м.	n. sympathicus	115	—
11 ч. 2 м.—11 ч. 2 м. 20 с.	n. lingualis	140	Полное поднятие языка. Последействие 1 м. 30 с.

Опыт 11. 28 V 1925. N. hypoglossus перерезан 29 V 1925

Период раздражения	Раздражаемый нерв	Сила тока, в мм расстояния катушек санного аппарата	Реакция на раздражение
2 ч. 49 м.—2 ч. 49 м. 20 с.	n. lingualis	128	Едва заметное движение.
2 ч. 51 м.—2 ч. 52 м.	n. sympathicus	100	—
2 ч. 52 м.—2 ч. 52 м. 20 с.	n. lingualis	128	Без заметного скрытого периода полное поднятие языка. Последействие 40 сек.
2 ч. 55 м.—2 ч. 55 м. 20 с.	» »	128	На 12-й секунде вялое, медленное движение, достигающее половины максимального поднятия.
2 ч. 58 м.—2 ч. 58 м. 20 с.	» »	128	Эффекта нет.
3 ч.—3 ч. 1 м.	n. sympathicus	100	—
3 ч. 1 м.—3 ч. 2 м.	n. lingualis	128	Максимальное поднятие, последействие 55 сек.
3 ч. 5 м.—3 ч. 5 м. 20 с.	» »	128	Еле заметное движение.

Такие серии раздражений повторялись в течение опыта несколько раз, будучи отделены друг от друга более длительными паузами (15—20 мин.),

чем отдельные раздражения внутри каждой серии (3—5 мин.). Большие промежутки давали отдых препарату и служили для поддержания наркоза.

Всего проведено таким образом 12 опытов. Из них в 4 случаях трудно делать какие-либо выводы ввиду неровного фона или ввиду каких-либо технических погрешностей.

Все остальные опыты (8) позволили в совершенно отчетливой форме наблюдать следующие явления.

Раздражение симпатических волокон, будь то пучок симпатических волокон, пробегающих в периферическом подъязычном нерве, или же весь комплекс волокон, вступающих в верхний шейный узел, в громадном большинстве случаев сопровождалось отчетливым усилением тономоторных эффектов непосредственно следующего раздражения n. lingualis. Это благоприятствующее влияние, как и при внутривенном введении адреналина в опытах Орбели и Фидельгольца, обнаруживалось в различной форме, в зависимости от условий раздражения n. lingualis, именно то в форме понижения порога раздражимости n. lingualis, то в форме усиления тонических сокращений языка, то в форме удлинения последействия. Следующие выдержки из протоколов могут служить иллюстрацией (опыты 1, 2, 11).

Диаметрально противоположные явления наблюдались в тех случаях, когда раздражению n. lingualis предшествовало раздражение чисто бульбарного компонента n. hypoglossi. В этих случаях эффект раздражения n. lingualis почти всегда был ослаблен: токи слабые, но вполне достаточные для вызова тономоторных эффектов становились недействительными, токи более сильные начинали давать более слабые, запаздывающие и быстро прекращающиеся сокращения.[2]

В виде иллюстрации приводим выдержки из протоколов (опыты 3, 4 и 10).

Опыт 4. 20 II 1925. Собака весом 12 кг. N. hypoglossus перерезан 7 II 1925

Morphium mur. 0.06. Наркоз смесью хлороформа с эфиром

Период раздражения	Раздражаемый нерв	Сила тока, в мм расстояния катушек санного аппарата	Реакция на раздражение
3 ч. 2 м.—3 ч. 2 м. 20 с.	n. lingualis	150	Максимальное поднятие. Последействие 45 сек.
3 ч. 4 м.—3 ч. 5 м.	n. hypoglossus	110	Слабое подергивание в кончике языка.
3 ч. 5 м.—3 ч. 5 м. 20 с.	n. lingualis	150	Слабое прерывистое движение.
3 ч. 8 м.—3 ч. 8 м. 20 с.	» »	150	Полное поднятие. Последействие 15 сек.
3 ч. 12 м.—3 ч. 12 м. 20 с.	» »	150	То же.

[2] Уже в работе Л. А. Орбели и Л. Г. Фидельгольца было получено указание на такое тормозящее влияние n. hypoglossi. Именно, в одном (единственном) случае адреналин не вызвал повышения тономоторных эффектов, а, наоборот, как будто ослабил их, но как раз в этом опыте по ошибке подвергся раздражению n. hypoglossus, не вполне переродившийся и давший отчетливый двигательный эффект. Этот случай и послужил поводом к испытанию влияния бульбарного компонента n. hypoglossi.

Опыт 10. 26 V 1925. N. hypoglossus перерезан 15 V 1925

Период раздражения	Раздражаемый нерв	Сила тока, в мм расстояния катушек санного аппарата	Реакция на раздражение
2 ч. 18 м.—2 ч. 18 м. 20 с.	n. lingualis	130	На 12-й секунде начинается движение, которое к концу раздражения делается полным.
2 ч. 21 м.—2 ч. 21 м. 20 с.	» »	130	То же.
2 ч. 23 м.—2 ч. 24 м.	n. hypoglossus	105	Слабое подергивание в кончике языка.
2 ч. 24 м.—2 ч. 24 м. 20 с.	n. lingualis	130	Движения нет.
2 ч. 27 м.—2 ч. 27 м. 20 с.	» »	130	На 12-й секунде начинается движение, которое к концу раздражения делается полным.

Опыт 3. 16 II 1925. Собака весом 10 кг. N. hypoglossus перерезан 7 II 1925

Morphium mur. 0.04. Наркоз смесью хлороформа с эфиром

Период раздражения	Раздражаемый нерв	Сила тока, в мм расстояния катушек санного аппарата	Реакция на раздражение
11 ч. 25 м.—11 ч. 25 м. 20 с.	n. lingualis	150	Полное поднятие. Последействие 45 сек.
11 ч. 27 м.—11 ч. 28 м.	n. hypoglossus	110	Слабые подергивания в кончике языка.
11 ч. 28 м.—11 ч. 28 м. 20 с.	n. lingualis	150	Очень слабое движение. Последействие 20 сек.
11 ч. 31 м.—11 ч. 31 м. 20 с.	» »	150	Полное поднятие. Последействие 1 мин.
11 ч. 33 м.—11 ч. 34 м.	n. hypoglossus	110	Слабые подергивания кончика языка.
11 ч. 34 м.—11 ч. 34 м. 20 с.	n. lingualis	150	Слабое движение. Возвращается к исходному положению через 20 сек. после конца раздражения.

Во многих случаях нам удалось попеременно раздражать в одном и том же опыте то симпатические, то бульбарные волокна и видеть то положительное, то отрицательное влияние на течение тономоторных явлений.

Таким образом, в иннервации мышц языка после перерезки n. hypoglossi мы обнаруживаем отношения, очень близкие к тем, которые обнаруживаются в случае сердечной мышцы. Правда, автоматизм здесь отсутствует, если не считать фибрилляций, и заменен тономоторными эффектами от раздражения n. lingualis, но зато в подъязычном нерве мы имеем аналог периферических сердечных ваго-симпатических веточек, содержащих в себе волокна симпатического и бульбарного происхождения, причем первые повышают, а вторые понижают функциональные свойства мышцы.

Описанные явления подчеркивают с необычайной ясностью разницу между «тономоторными» и «тонотропными» нервными влияниями. Первые выражаются в вызове тонических сокращений и в случае мускулатуры языка принадлежат n. linguali, вторые выражаются в создании такого состояния мышечной ткани, которое позволяет ей при наличии тономоторного раздражителя ответить развитием сильного или слабого (высокого или низкого) тонуса. В случае мускулатуры языка положительные тонотропные влияния принадлежат n. sympathici, отрицательные — бульбарным волокнам n. hypoglossi.

Литература

Гинецинский А. Г. (1923), Русск. физиол. журн., т. 6.
Гинецинский А. Г. (1926), Русск. физиол. журн., т. 9.
Орбели Л. А. (1923), Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 6.
Орбели Л. А. (1924), Сб., посвящ. 75-летию И. П. Павлова.
Орбели Л. А. и А. В. Тонких (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2.
Орбели Л. А. и Л. Г. Фидельгольц (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2.
Стрельцов В. В. (1924), Русск. физиол. журн., т. 7.



МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ МОТОРНОЙ ИННЕРВАЦИЕЙ И ТОНОМОТОРНЫМ (ПСЕВДОМОТОРНЫМ) ФЕНОМЕНОМ ВЮЛЬПИАНА-ГЕЙДЕНГАЙНА [1]

Вюльпиан-гейденгайновский феномен, заключающийся в том, что через несколько дней после перерезки двигательного нерва поперечно-полосатая мышца приобретает свойство отвечать на раздражение сосудорасширяющих нервов своеобразным, медленным и затяжным, тоническим сокращением, сделался в последнее десятилетие предметом оживленного изучения в связи с вопросом о симпатической иннервации поперечно-полосатых мышц. Наряду с этим означенный феномен кладется в основу наших представлений о функциональной эволюции мышечной ткани.

Одним из нас (Л. А. Орбели) в сотрудничестве с А. Г. Гинецинским было показано, что сила, быстрота развития и продолжительность тонического сокращения мускулатуры языка при раздражении n. lingualis после предварительной перерезки n. hypoglossi могут быть изменены в положительную или в отрицательную сторону предшествующим раздражением одного из двух нервных пучков, проходящих конечный путь совместно в стволе периферического n. hypoglossi; раздражение симпатического компонента ведет к усилению сокращения, к увеличению продолжительности его, к укорочению латентного периода и к понижению порога возбудимости; раздражение собственно бульбарного компонента подъязычного нерва, наоборот, создает неблагоприятные условия для тономоторных эффектов и ведет к ослаблению сокращений, к уменьшению их продолжительности, к удлинению латентного периода и к повышению порога. Само собой понятно, что эти «тонотропные» влияния могли быть и были обнаружены лишь при наличии специальных условий эксперимента: высокой перерезки n. hypoglossi (в костном канале) и подходящих сроков (ранее полного перерождения перерезанного подъязычного нерва).

Настоящее исследование посвящено изучению отрицательного тонотропного влияния, оказываемого двигательным нервом и представляющего совершенно исключительный теоретический интерес. Действительно, мы видим, что, с одной стороны, перерезка моторного нерва создает условия для выявления тономоторных эффектов, с другой стороны, раздражение перерезанного, но еще непереродившегося моторного нерва тормозит тономоторные эффекты. Связь между обоими явлениями несомненна: тономоторный феномен есть какое-то основное свойство мышцы, угнетаемое импульсами, притекающими по моторным нервам. Возникал вопрос, на чем же основано это угнетающее действие моторной иннерва-

---

[1] В соавторстве с С. И. Гальпериным. Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 6, 1932.

ции: является ли оно последствием тех превращений в мышце, которые разыгрываются при обычных мышечных сокращениях, или же обусловлено каким-то иным непосредственным и независимым от сокращений воздействием моторных нервов? В последнем случае вставал дальнейший вопрос: осуществляется ли это первичное отрицательное тонотропное влияние самими моторными волокнами или особыми специальными волокнами, всегда проходящими в моторных стволах? Одним из приемов для разрешения этих вопросов могло быть изучение сроков исчезновения двух интересующих нас эффектов при дегенерации и сроков реституции их при регенерации моторных нервов. Эта задача и выполнена нами опять-таки на примере мускулатуры языка и подъязычного нерва. Опыты ставились на собаках. Всего было поставлено 36 опытов: 12 в период дегенерации и 24 в период регенерации подъязычного нерва.

Методика

Для опытов с перерождением нервных волокон у 5 собак в операционной обстановке удалялся верхний шейный симпатический узел и через полтора месяца на той же стороне производилась перерезка n. hypoglossi на периферии, на 2—3 см вентральнее угла нижней челюсти. После 10—11-дневного промежутка на собаках ставился опыт. У 5 собак за 9—23 дня до опыта производилась высокая перерезка n. hypoglossi в костном канале (по способу Орбели и Тонких, 1927). И наконец, у 3 собак за 7—14 дней до опыта производилась периферическая перерезка n. hypoglossi. На одной собаке было поставлено 2 опыта.

Для опытов с регенерацией нервных волокон у собак в операционной обстановке производилась периферическая перерезка n. hypoglossi на одной стороне (локализация указана выше) и последующее его сшивание.

За полчаса до опыта собакам вводится подкожно morphium mur. — 0.5 см^3 1%-го водного раствора на 1 кг веса животного. Во время опыта наркоз поддерживался смесью хлороформа и эфира (1 часть хлороформа на 2 части эфира). На оперированной стороне отпрепаровывался и брался на лигатуру периферический конец n. lingualis. После раздражения нерва индукционным током с целью определения порога возбудимости отпрепаровывался и брался на лигатуру периферический конец n. hypoglossi (в опытах с регенерацией выше места его перерезки). N. hypoglossus на противоположной стороне обычно перерезался. Нервы раздражались индукционным током санного аппарата Дю Буа Реймона при двухвольтовом аккумуляторе в первичной цепи. Промежутки между отдельными раздражениями n. lingualis не изменялись во время опыта и обычно равнялись 5 мин. После нескольких повторных раздражений n. lingualis для установления фона до раздражения этого нерва раздражался ближайший к лигатуре участок n. hypoglossi в продолжение 55—115 сек.

В большинстве опытов наблюдение производилось визуально, в 11 опытах (8 опытов с регенерацией, 3 с дегенерацией) была произведена запись кривых сокращения мускулатуры языка. С этой целью кончик языка захватывался тонким серфинчиком, от которого нитка через блок тянулась к угловому миографу, нагруженному как раз в такой мере, чтобы уравновешивать тяжесть языка. Во время тонического сокращения язык, преодолевая свою тяжесть, подымался, в результате чего длинное плечо миографа падало и записывало нисходящую кривую (способ Ван-Рийнберка).

Опыты с дегенерацией

В 8 опытах раздражение n. hypoglossi индукционным током при р. к. 100—230 мм, производившееся в течение 55—115 сек. до раздражения n. lingualis, не вызывая никакого эффекта со стороны мускулатуры языка, оказывало отрицательно-тонотропное влияние на феномен Вюльпиана, уменьшая тономоторный эффект, удлиняя латентный период и укорачивая последействие. В одном из этих экспериментов (табл. 1, № 10) достаточно было препаровки и связанного с ним механического раздражения n. hypoglossi при подготовке к опыту, чтобы получилось повышение порога возбудимости.

В других опытах только первые раздражения n. hypoglossi давали отрицательно-тонотропный эффект, а последующие или вовсе не оказывали

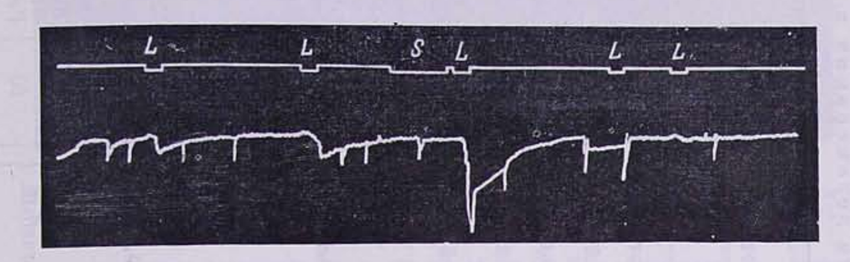


Рис. 1. Значительное усиление тономоторного эффекта после раздражения n. sympathici в процессе дегенерации n. hypoglossi. (Опыт поставлен через 11 дней после перерезки n. hypoglossi в костном канале).

Сверху вниз: отметка раздражения; запись сокращения языка. *L* — раздражение периферического конца n. lingualis (р. к. 180 мм; 15 сек.); *S* — раздражение головного конца vago-sympathici на одноименной стороне (р. к. 100 мм; 55 сек.). Промежутки между раздражениями — 5 мин.

никакого влияния на феномен, или иногда при р. к. 90—120 мм усиливали его. Такое положительно-тонотропное действие n. hypoglossi при раздражении нерва токами указанной силы отмечалось как непостоянное явление в половине опытов, в которых обнаружилось отрицательно-тонотропное влияние при раздражении более слабыми токами. Оно объясняется раздражением симпатических волокон, присоединяющихся к нерву по выходе его из костного канала.

В двух других опытах с высокой перерезкой n. hypoglossi раздражение этого нерва при р. к. 100—150 мм давало очень слабый двигательный эффект в кончике языка, причем не вызывало ослабления тономоторного эффекта, а усиливало его. Раздражение шейного n. sympathici за 55 сек. до раздражения n. lingualis при р. к. 90—130 мм давало в одном из этих опытов (табл. 1, № 12) усиление тономоторного эффекта (рис. 1).

Опыты с регенерацией

В 4 опытах, через 23, 25, 28 и 33 дня после периферической перерезки n. hypoglossi (табл. 2, №№ 6, 7, 11 и 22) раздражение этого нерва индукционным током при 150—270 мм р. к., а в одном опыте (№ 7) даже током в 60 мм р. к., не вызывая никакого двигательного эффекта со стороны мускулатуры языка, оказывало отчетливое отрицательно-тонотропное

ТАБЛИЦА 1

Тономоторный феномен в процессе дегенерации n. hypoglossi

№ п. п.	День удаления верхнего симпатического узла	День высокой перерезки n. hypoglossi	День периферической перерезки n. hypoglossi	День опыта	Срок дегенерации, в днях	Сила тока, в мм р. к. при раздражении n. lingualis	Эффект (тономоторный)	Сила тока, в мм р. к. при раздражении n. hypoglossi	Эффект (двигательный)	Тонотропное влияние
1	31 X 1925	—	12 XII 1925	22 XII 1925	10	190	Тономоторный.	150	Нет.	Торможение.
2	24 X 1925	—	12 XII 1925	23 XII 1925	11	125	Средней силы.	100	»	Торможение.
								90	»	Усиление.
3	21 XI 1925	—	9 I 1926	19 I 1926	10	155	Небольшой.	100	»	Торможение или усиление.
4	28 XI 1925	—	16 I 1926	26 I 1926	10	140	Средней силы.	100	»	Усиление.
5	31 X 1925	—	19 XII 1925	20 III 1926	91	60	Нет.	100	Резкий.	—
			20 III 1926	27 III 1926	7	70	Средней силы.	70	Нет.	—
6	—	—	20 III 1926	2 IV 1926	13	150	» »	100	»	Торможение.
7	—	—	3 IV 1926	17 IV 1926	14	80	» »	60	»	Торможение или усиление.
8	—	5 VI 1926	—	17 VI 1926	12	180—150	» »	150	»	Торможение.
9	—	10 XI 1927	—	19 XI 1927	9	220	Сильный.	200	»	»
10	—	10 XI 1927	—	20 XI 1927	10	160	»	157	Небольшое подергивание языка, забрасывание на противоположную сторону.	Торможение или усиление.
11	—	10 XI 1927	—	3 XII 1927	23	160	»	90	Подергивание кончика языка.	Усиление.
						120	Слабый.	—	—	—
12	—	12 I 1928	—	22 I 1928	10	140	Очень слабый.	200	Нет.	Усиление.
								100	Небольшое движение кончика языка.	—
								90	Раздражение шейного n. sympathici.	Усиление.

влияние на феномен, ослабляя тономоторный эффект, удлиняя латентный период и укорачивая последействие (рис. 2). Отмеченное выше, в опытах с дегенерацией, отрицательно-тонотропное влияние препаровки n. hypoglossi особенно резко обнаружилось в опытах с регенерацией. В двух опытах (табл. 2, №№ 16 и 19; 36 и 32 дня после периферической перерезки) препаровка n. hypoglossi вызвала повышение порога возбудимости на 30—60 мм р. к., а в одном опыте (табл. 2, № 5; 45 дней после периферической перерезки) тонотропный эффект средней силы, полученный при раздражении n. lingualis током в 60 мм р. к., исчез после препаровки n. hypoglossi, не был получен при раздражении n. lingualis током в 35 мм р. к. и не мог быть восстановлен адреналином. Как и

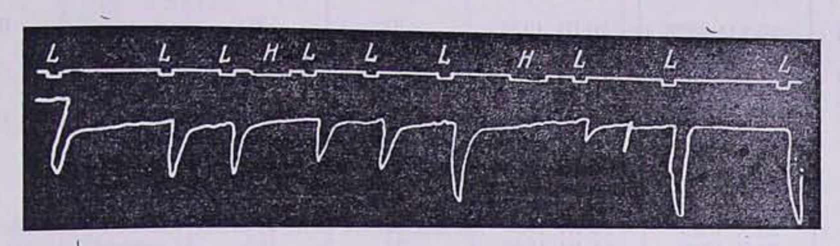


Рис. 2. Резкое ослабление тономоторного эффекта после раздражения n. hypoglossi в процессе его регенерации. (Опыт поставлен через 27 дней после перерезки на периферии и сшивания n. hypoglossi d.).

L — раздражение n. lingualis (р. к. 125 мм; 15 сек.); *H* — раздражение n. hypoglossi дистально от места его перерезки (р. к. 150 мм; 55 сек.). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

в опытах с дегенерацией, первые раздражения регенерирующего n. hypoglossi оказывались всегда действительнее последующих, остававшихся иногда без влияния на феномен.

Реституция моторных эффектов n. hypoglossi начинается с 31—33-го дня после периферической перерезки и заканчивается через 43—45 дней. Вначале моторная реституция проявляется небольшими сокращениями корня языка и подтягиванием остальной его части по направлению к корню, через несколько дней — небольшими сокращениями и заканчивается обычным быстрым двигательным эффектом. Диаметрально противоположные изменения претерпевает вюльпиан-гейденгайновский феномен с восстановлением моторного нерва. С быстро наступающего сильного тономоторного эффекта (при р. к. в 275 мм), через 28 дней после перерезки и сшивания n. hypoglossi (табл. 2, № 22) он постепенно ослабевает и к концу полного восстановления моторных эффектов исчезает. Через 43—45 дней после перерезки ток в 50—60 мм р. к. вызывает только небольшой тономоторный эффект (табл. 2, №№ 4 и 5), а через 47 дней раздражение n. lingualis током в 60 мм р. к. не дает тономоторного эффекта (табл. 2, № 14). В промежуток времени постепенной регенерации моторных волокон n. hypoglossi раздражение этого нерва всегда оказывало отрицательно-тономоторное влияние, что отмечено нами в 13 опытах. В одном из них (табл. 2, № 24; 36 дней после перерезки) удалось отметить постепенное усиление отрицательно-тонотропного влияния, начиная с раздражения n. hypoglossi током в 230 мм р. к. и до 90 мм р. к.

Раздражение шейного n. sympathici индукционным током в 70 мм р. к. резко усиливало тономоторный эффект (табл. 2, № 8; 34 дня после периферической перерезки).

ТАБ

Тономоторный феномен в про

№ п.п.	День перерезки n. hypoglossi	День опыта	Срок регенерации, в днях	Сила тока, в мм р. к. при раздражении n. lingualis	Эффект (тономоторный)
1	28 XI 1925	13 III 1926	103	60	Нет.
2	19 XII 1925	20 III 1926	91	60	»
3	3 IV 1926	11 VI 1926	68	60	»
4	24 IV 1926	7 VI 1926	43	50	Небольшой.
5	1 IX 1926	15 X 1926	45	60	Средний.
6	23 X 1926	17 XI 1926	25	145	Ниже среднего.
7	23 X 1926	15 XI 1926	23	155	Средний.
8	6 XI 1926	10 XII 1926	34	85	Слабый.
9	6 XI 1926	7 XII 1926	31	180	»
10	20 XI 1926	28 XII 1926	37	160	Ниже среднего.
11	20 XI 1926	23 XII 1926	33	230	Небольшой.
12	8 I 1927	10 II 1927	33	170	»
13	8 I 1927	15 XII 1927	38	170	Средний.
14	12 II 1927	31 III 1927	47	60	Нет.
15	12 II 1927	24 III 1927	40	155	Ниже среднего.
16	26 III 1927	2 V 1927	36	140	Средний; после препаровки n. hypoglossi пришлось применять 80—100 мм р. к.
17	16 XI 1927	22 XII 1927	36	120	Средний.
18	16 XI 1927	28 XI 1927	42	120	Небольшой.
19	1 XII 1927	2 I 1928	32	120	Средний.
20	8 XII 1927	9 I 1928	32	140	Средний.
21	8 XII 1927	12 I 1928	35	120	Небольшой.
22	22 XII 1927	19 I 1928	28	275	Быстрый, резкий.
23	12 I 1928	12 II 1928	31	130	Сильный.
24	26 I 1928	2 III 1928	36	170	Средний.

лица 2

цессе регенерации n. hypoglossi

Сила тока, в мм р. к. при раздражении n. hypoglossi	Эффект (двигательный)	Тонотропные влияния	Примечания
200	Отчетливое сильное сокращение.	—	—
100	То же.	—	31 X 1925 удален верхний шейный узел.
100	» »	—	—
—	—	—	—
210	Отчетливое сильное сокращение.	Тономоторный эффект исчез после препаровки n. hypoglossi и не был восстановлен адреналином.	—
150	Никакого действия.	Торможение.	—
60—155	То же.	»	—
190	Сокращение корня языка.	»	Раздражение n. sympathici при 70 мм р. к.; резкое усиление.
200	То же.	»	—
110	—	—	—
170	Нет.	Торможение.	—
180	Подтягивание корня языка.	»	—
150	Сокращение корня и подтягивание края языка.	»	Раздражение n. sympathici при 60 мм р. к.; эффекта нет.
—	—	—	—
240	Сокращение и подтягивание корня языка.	Торможение.	—
180—150	Подтягивание корня языка.	Торможение или усиление.	—
240—220—200	Сильное тоническое сокращение.	Торможение.	—
220—200	Сильное сокращение.	»	—
100—200—230	Сокращение корня языка.	Понижение порогов раздражения n. hypoglossi в процессе регенерации (рис. 3).	В конце опыта был отпрепарован n. hypoglossus выше места перерезки. После его раздражения (при 125 мм р. к.) n. lingualis не дал эффекта (при 90 мм р. к.).
140—190—230	То же.	Торможение.	—
270	Сильное сокращение корня языка.	»	—
250—270	Никакого действия.	»	—
150	Подтягивание корня языка.	»	—
230—90	То же.	Определены пороги возбуждения тормозных волокон.	—

Представленный нами материал заключает в себе три важных момента. Во-первых, он на большом числе объектов и в условиях графической регистрации подтверждает данные А. Г. Гинецинского и Л. А. Орбели (1927) о благоприятствующем влиянии симпатического и тормозящем влиянии подъязычного нерва на вюльпиан-гейденгайновский феномен в мускулатуре языка. Во-вторых, он совершенно отчетливо свидетельствует о том, что как в процессе дегенерации, так и в процессе регенерации моторного ствола мы обнаруживаем определенные периоды (в 2—

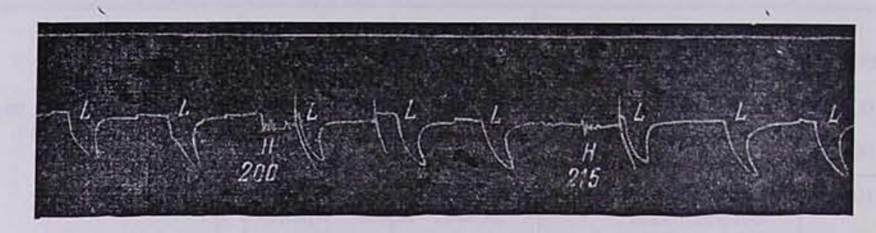




Рис. 3. Снижение порогов раздражения отрицательно-тонотропных волокон n. hypoglossi в процессе его регенерации. (Опыт поставлен через 32 дня после перерезки на периферии и сшивании n. hypoglossi d.).

L — раздражение n. lingualis (р. к. 115 мм; 15 сек.); *H* — раздражение n. hypoglossi дистально от места его перерезки (р. к. 200, 215, 230, 220 мм). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

3 дня), когда раздражение этого ствола оказывает резкое отрицательно-тонотропное влияние на тономоторный феномен, не вызывая при этом ни малейшего двигательного эффекта, следовательно, тормозящее действие нельзя считать простым последствием сокращений, а нужно рассматривать как самостоятельный первичный эффект. В-третьих, наши данные показывают, что отрицательно-тонотропный эффект пропадает при дегенерации позже и восстанавливается при регенерации раньше, чем эффект двигательный. Это обстоятельство делает сомнительным допущение о существовании двух раздельных типов волокон — тонотропных и двигательных, так как в последнем случае естественнее было бы ожидать медленной регенерации медленно перерождающихся волокон.

Наблюдающийся ход явлений легче понять при допущении, что отрицательно-тонотропное влияние представляет собой особое проявление деятельности тех же моторных волокон, быть может, даже только результат сублиминальных для моторного эффекта импульсов.

Литература

Гинецинский А. Г. и Л. А. Орбели (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2.

Орбели Л. А. и А. В. Тонких (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2.

О ВЛИЯНИИ ЙОХИМБИНА НА ТОНОМОТОРНЫЕ ЯВЛЕНИЯ В МУСКУЛАТУРЕ ЯЗЫКА[1]

После предварительной перерезки двигательных волокон n. hypoglossi у млекопитающих раздражение периферического конца n. lingualis одновременно с резким расширением сосудов вызывает длительное тоническое сокращение язычной мускулатуры (вюльпиан-гейденгайновский феномен). Подобные же сокращения поперечнополосатой мышцы после перерезки моторных волокон наблюдаются в мускулатуре конечностей при раздражении задних корешков (шеррингтоновская контрактура).

Эти псевдо- или тономоторные явления в лишенной моторной иннервации мышце обнаруживаются не только при раздражении вазомоторных нервов, но и при введении в кровь некоторых вегетативных ядов (никотин, ацетилхолин).

При попытках объяснения этих тономоторных явлений Ленглеем (Langley, 1922) была высказана мысль, что механизм их заключается в действии каких-то продуктов обмена на измененную денервацией мышцу.

Более подробно этот взгляд был развит и экспериментально обоснован главным образом в работах Дэла и его сотрудников (Dale a. Gaddum, 1930). Дэл доказывает, что при раздражении вазодилятаторных нервов происходит местное образование (или выделение) ацетилхолина, который, проникая в денервированную мышцу, вызывает длительное ее сокращение (контрактуру).

Франком (Frank, 1922) и также одним из нас (Орбели, 1927), изучавшим вместе с рядом сотрудников (Орбели и Фидельгольц, 1927; Гинецинский и Орбели, 1927) влияние, оказываемое симпатической нервной системой на вюльпиан-гейденгайновский феномен, была высказана мысль, что лишенная двигательной иннервации поперечнополосатая мышца млекопитающих приближается по своим функциональным свойствам к более древним типам мышечной ткани и оказывается более подверженной действию местных химических раздражителей.

Относительно высокая чувствительность к ацетилхолину и никотину поперечнополосатой мускулатуры эмбрионов и новорожденных млекопитающих (Rückert, 1930) вполне подтверждает высказанную точку зрения. Об этом же свидетельствует большая чувствительность к этим веществам поперечнополосатых мышц менее организованных животных (амфибий) (Riesser, 1925). По исследованиям Дюк-Эльдер (Duke-Elder, 1930) глазные мышцы, а по исследованиям Вахгольдера и Ледебур (Wachholder u. Ledebur, 1932) еще ряд других мышц взрослых млекопитающих животных реагируют на ацетилхолин. Очевидно, и в мускулатуре взрослых млекопитающих мы находим отдельные мышцы, стоящие на различных уровнях эволюционного прогресса.

[1] В соавторстве с Г. В. Гершуни. Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 6, 1932.

Нам представлялось важным для дальнейшего изучения псевдомоторных явлений испытать действие на них некоторых химических агентов. Из фармакологических веществ нами был выбран йохимбин на основании следующих соображений.

Во-первых, этот алкалоид обладает свойством понижать силу сокращения скелетной мышцы лягушки. На нормальную скелетную мышцу млекопитающего йохимбин подобного действия не оказывает. (Cushny, 1924). Поэтому интересным представлялось изучение его влияния на денервированную поперечнополосатую мышцу млекопитающего. Во-вторых, йохимбин парализует симпатические окончания и изменяет характер действия адреналина на мышечную стенку сосудов (Raymond-Hamet, 1925). А так как Л. А. Орбели в сотрудничестве с Л. Г. Фидельгольцем и А. Г. Гинецинским показали, что введение адреналина и раздражение симпатических нервных волокон, идущих к языку, благоприятствует проявлению псевдомоторных явлений в язычной мускулатуре, изучение влияния на эти феномены йохимбина представлялось важным и с этой точки зрения. В-третьих, йохимбин обладает значительным сосудорасширяющим действием. Представлялось интересным выяснить, удастся ли получить раздельные влияния этого вещества на сосудистые и тономоторные явления в язычной мускулатуре и тем подтвердить установившийся взгляд на независимость этих эффектов друг от друга.

Методика

Опыты ставились на собаках. В стерильных условиях производилась перерезка n. hypoglossi несколько ниже места отхождения rami descendentis. Опыты ставились через различные сроки после перерезки подъязычного нерва (от 16 до 40 дней) под смешанным морфийно-хлоралозовым наркозом (0.5 см^3 1%-го раствора morphini hydrochlorici на 1 кг веса подкожно; 6—7 см^3 0.7%-го раствора хлоралозы внутривенно). Затем отпрепаровывался и перерезался n. lingualis; периферический конец его брался на лигатуру. Раздражение периферического конца n. lingualis производилось при помощи индуктория (фирма «Zimmerman»); источником тока служил 2-вольтовый аккумулятор. Электроды применялись серебряные; межполюсное расстояние 6—7 мм. После того как подбиралось расстояние катушек, при котором получался отчетливый тономоторный эффект (обычно на 1—1$^1/_2$ см выше порога), производились через одинаковые промежутки времени (5—6 мин.) раздражения n. lingualis. Тономоторные эффекты в обычных условиях держались постоянными в течение значительных отрезков времени, при соблюдении постоянных и не слишком коротких промежутков между раздражениями (4—5 мин.).

Регистрация движений языка производилась графически при помощи углового миографа, короткое плечо которого соединялось ниткой через блок с кончиком языка (Van-Rijnberk, 1917; Гальперин и Орбели, 1932). Поднятие языка сопровождалось опусканием длинного плеча миографа.

Фармакологические агенты (солянокислый йохимбин, адреналин, никотин) вводились внутривенно.

В нескольких опытах было произведено раздражение идущих к языку симпатических волокон. Для этих опытов перерезка n. hypoglossi производилась по методу, описанному Орбели и Тонких (1927), через bulla osséa в костном канале, выше места присоединения к подъязычному нерву симпатических волокон, идущих от верхнего шейного узла. Раз-

дражение симпатических волокон производилось вторым индукторием, так же, как это описано А. Г. Гинецинским и Л. А. Орбели (1927). Опыты были поставлены на 12 собаках.

О независимости вазодилятаторных и псевдомоторных эффектов

При введении йохимбина (от 0.5 до 3 мг на 1 кг веса) наблюдается сильное расширение сосудов языка. Язык становится багрово-красным.

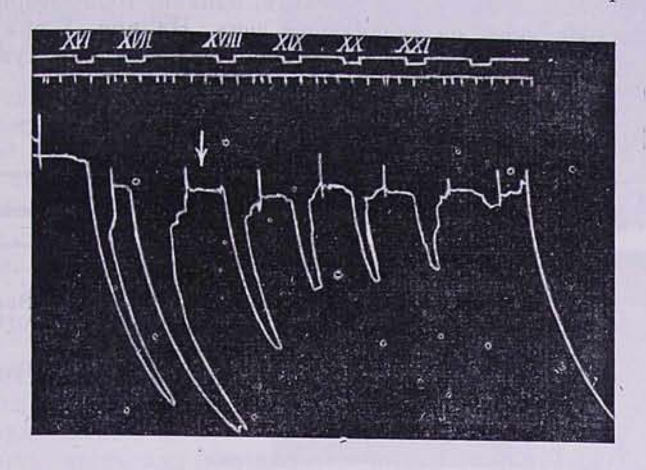


Рис. 1. Изменение тономоторного эффекта под влиянием йохимбина (опыт 28 II 1931).

Сверху вниз: отметка раздражения n. lingualis, отметка времени, запись движений языка. *Римские цифры* — порядковые номера раздражения n. lingualis. *Стрелкой* отмечен момент введения йохимбина (20 мг).

Гиперемия продолжается в течение нескольких минут после введения яда.

Однако никогда расширение сосудов, вызванное йохимбином, не вызывало даже намека на тономоторные эффекты. Не происходило не только никаких движений, но даже не было усиления фибрилляций.

Этот факт лишний раз доказывает признанное уже прежними авторами (Гейденгайн, Франк, Орбели и Фидельгольц) положение, что само по себе расширение сосудов не ведет ни к каким псевдомоторным явлениям в лишенной двигательной иннервации язычной мускулатуре.

Влияние йохимбина на тономоторные эффекты

Типичный тономоторный эффект начинается с медленного сокращения языка, поднимающегося против силы тяжести; затем язык застывает в таком положении в течение некоторого времени; после наступает расслабление еще более медленное, чем сокращение. Раздражение n. lingualis, продолжающееся 10—15 сек., совпадает со стадией начального сокращения. Таким образом, после прекращения раздражения язычного нерва язык остается в сокращенном состоянии некоторое время (обычно 20—40 сек.). Введение йохимбина всегда меняет характер этого эффекта. Это сказывается, во-первых, в уменьшении высоты начального сокраще-

ния и, во-вторых, в уменьшении длительности сокращения; после прекращения раздражения n. lingualis язык тотчас же начинает расслабляться.

Характер влияния йохимбина на псевдомоторные явления был один и тот же во всех произведенных опытах. При введении йохимбина (2—3 мг на 1 кг веса) обычно происходит постепенное ослабление эффектов, вплоть до полного их исчезновения. Затем, через разные промежутки времени (от 15 мин. до 1 часа) в различных опытах, происходит восстановление эффектов. В некоторых случаях, однако, тономоторные явления восстанавливались лишь на следующий день. На рис. 1 приведены кривые, демонстрирующие сказанное. Приводим также краткую выдержку из протокола соответствующего опыта (№ 1).

№ 1. Собака весом 14 кг, 20 дней после перерезки n. hypoglossi

Время раздражения	Сила тока, в мм р. к.	Реакция на раздражение	Примечания
5 ч. 19 м.	120	Резкий эффект.	
5 ч. 24 м.	120	» »	5 ч. 27 м. Введено 10 мг йохимбина.
5 ч. 29 м.	120	» »	
6 ч. 17 м.	120	» »	6 ч. 20 м. Введено 20 мг йохимбина.
6 ч. 22 м.	120	Эффект ослаблен, особенно в последействии.	
6 ч. 27 м.	120	Эффект слабый — сокращения языка только во время раздражения.	
6 ч. 32 м.	115	Эффект еле заметен.	
6 ч. 42 м.	110	» » »	

Как видно из протокола, введение йохимбина в количестве 0.7 мг на 1 кг веса не вызывает изменения тономоторного эффекта. Обычно ослабление эффекта вызывают уже дозы в 1 мг на 1 кг веса. Однако при установлении действующих количеств йохимбина следует отметить, что при не столь резко выраженных тономоторных явлениях уже мень-

№ 2. Собака весом 23.5 кг, 30 дней после перерезки n. hypoglossi

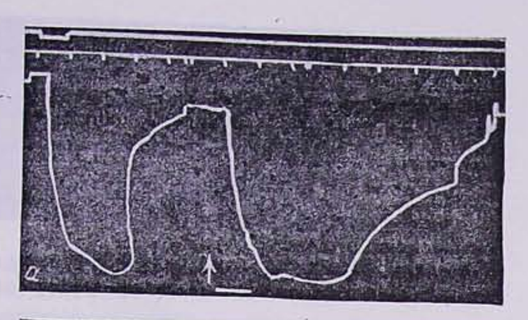
Время раздражения	Сила тока, в мм р. к.	Характер воздействия	Реакция на раздражение (тономоторный эффект)	Примечания
8 ч. 33 м.	130	Раздражение n. lingualis.	Резкий.	
8 ч. 39 м.	130	То же.	»	
8 ч. 44 м.	—	Введено 4 мг никотина.	»	Через 45 сек. после введения.
9 ч. 26 м.	130	Раздражение n. lingualis.	Отчетливый.	
9 ч. 42 м.	—	Введено 70 мг йохимбина.	—	
9 ч. 53 м.	130	Раздражение n. lingualis.	Еле заметен.	
9 ч. 55 м.	—	Введено 4 мг никотина.	Чрезвычайно слабый.	
10 ч. 35 м.	130	Раздражение n. lingualis.	Отчетливый.	
10 ч. 40 м.	—	Введено 4 мг никотина.	Очень резкий.	

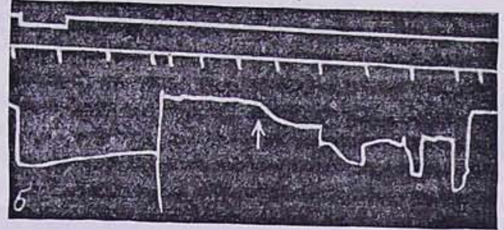
шие дозы йохимбина (0.5 мг на 1 кг) могут вызвать значительное ослабление или даже полное уничтожение эффекта.

Заслуживает подчеркивания тот факт, что как при постепенном ослаблении тономоторного эффекта, так и при его восстановлении после отравления в первую очередь происходит уменьшение тонической фазы тономоторного эффекта и язык начинает расслабляться в момент раздражения язычного нерва (рис. 1). Реакция принимает как бы астенический характер.

В трех случаях, в которых введение йохимбина вызвало полное уничтожение тономоторных влияний, животное сохранялось до следующего дня. Опыты, произведенные через 24—48 час., показали, что вызванные йохимбином изменения тономоторных влияний полностью сглаживались и эффекты раздражения n. lingualis вновь достигали прежней силы. Повторное введение йохимбина вновь вызывало ослабление эффекта.

Было также исследовано влияние, которое оказывает йохимбин на тономоторные явления, вызываемые введением никотина. Никотин обычно вызывает очень сильную контрактуру денервированного языка. После введения йохимбина это явление или исчезает, или резко ослабляется (см. выдержку из протокола № 2 и рис. 2).





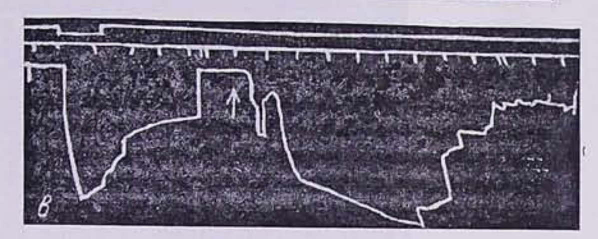


Рис. 2. Влияние йохимбина на тономоторный эффект, вызванный введением никотина (опыт 8 V 1931).

а — до введения йохимбина; *б* — через 11 мин. после введения 70 мг йохимбина; *в* — через 53 мин. после введения 70 мг йохимбина. Зубцы на кривых *б* и *в* — результат глотательных движений животного. *Стрелками* отмечены моменты введения 4 мг никотина. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Как видно из протокола, ослабление никотинных влияний идет совершенно параллельно ослаблению влияний со стороны n. lingualis.

Влияние адреналина на вызываемые йохимбином эффекты

Адреналин, как показали Ван-Рийнберк (Van-Rijnberk, 1917), Л. А. Орбели и Л. Г. Фидельгольц (1927), Платнер и Рейш (Plattner u. Reisch, 1926), Дэл и Геддум (Dale a. Gaddum, 1930), вызывает усиление тономоторных влияний при раздражении n. lingualis. Особенно увеличи-

вается длительность сокращений языка. Так, в одном из опытов с введением адреналина Орбели и Фидельгольц наблюдали поднятие языка в течение $5^1/_2$ мин.

Приводим кривую, показывающую влияние адреналина на тономоторные явления (рис. 3). Введение адреналина в наших опытах всегда

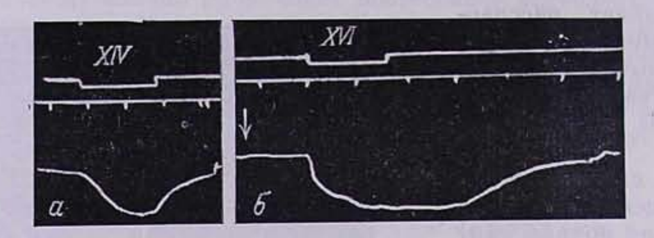


Рис. 3. Влияние адреналина на тономоторный эффект (опыт 24 III 1931).

а — до введения адреналина; *б* — после введения адреналина. *Стрелкой* обозначен момент введения адреналина. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

вызывало увеличение и удлинение тономоторных эффектов, ослабленных йохимбином. Адреналин, таким образом, действовал как бы в противоположном йохимбину направлении, увеличивая размер и удлиняя время

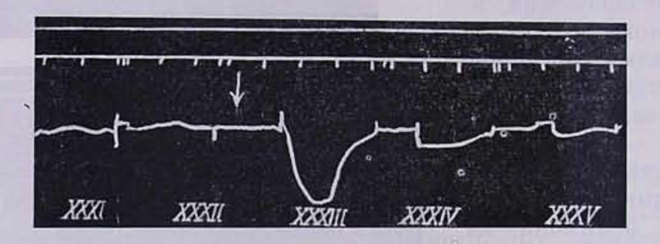


Рис. 4. Влияние йохимбина и адреналина на тономоторный эффект (опыт 29 VI 1931).

Почти полное отсутствие тономоторных влияний при раздражении n. lingualis (*XXXI*, *XXXII*) после введения йохимбина (2.5 мг на 1 кг). Восстановление тономоторного эффекта после введения адреналина (*XXXIII*). *Стрелкой* обозначен момент введения адреналина. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

тономоторного эффекта. В некоторых случаях совсем исчезнувший было эффект восстанавливался после введения адреналина (рис. 4).

Влияние йохимбина на симпатические эффекты

Как показали А. Г. Гинецинский и Л. А. Орбели (1927), раздражение идущих к языку симпатических волокон вызывает подобно адреналину усиление тономоторных эффектов при раздражении n. lingualis. Нами было поставлено три опыта подобного рода. Однако только в одном были получены ясные результаты. Именно оказалось, что вызываемое раздражением симпатических волокон усиление тономоторного эффекта совершенно исчезает после введения йохимбина (2.5 мг на 1 кг) (рис. 5 и 6).

Последующее же введение адреналина вызывает усиление тономоторных влияний.

Представленный материал свидетельствует, что йохимбин создает условия, чрезвычайно неблагоприятные для проявления тономоторных явлений. Его влияние сказывается как на величине, так и на длитель-

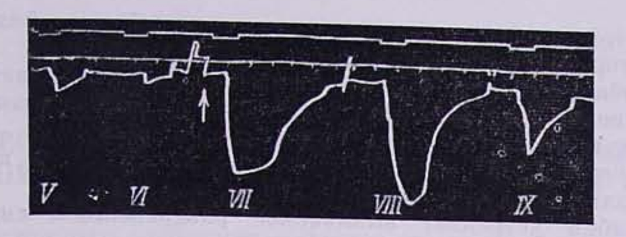


Рис. 5. Влияние раздражения симпатических волокон на тономоторный эффект (опыт 29 VI 1931).

Изменение величины и длительности тономоторного эффекта после 55 сек. раздражения идущих к языку симпатических волокон. *Стрелкой* обозначен момент раздражения n. sympathici. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ности тономоторного эффекта, действуя, таким образом, в направлении, обратном влияниям симпатической системы. На какие элементы действует йохимбин и в какой мере это действие связано с непосредственным его влиянием на нервно-мышечный прибор, на основании наших опытов решить трудно. Однако тот факт, что йохимбин препятствует тономотор-

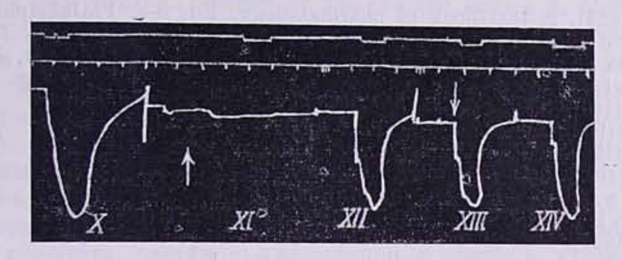


Рис. 6. Влияние йохимбина на симпатический эффект.

Исчезновение и восстановление тономоторных эффектов после введения йохимбина. (Раздражение n. lingualis: *X* и *XI* — Р. К. 150 мм, *XII*, *XIII* и *XIV* — 140 мм). Раздражение симпатических волокон без результата (ср. эффект от раздражения симпатических волокон в том же опыте до введения йохимбина на рис. 5). *Стрелка вверх* — момент введения йохимбина (2.5 мг на 1 кг), *стрелка вниз* — раздражение симпатических волокон. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ным влияниям не только при раздражении n. lingualis, но и при введении никотина, позволяет предполагать, что это действие первично каким-то образом связано с самой язычной мускулатурой. Это, конечно, не исключает возможности и косвенного влияния йохимбина через другие системы органов.

Таким образом, йохимбин на моторно-денервированную язычную мускулатуру собаки оказывает влияние, которое можно сравнить с влиянием, оказываемым им на поперечнополосатую мышцу холоднокровных. Эти данные еще раз свидетельствуют о значительно большей чувстви-

тельности к разного рода химическим агентам денервированной скелетной мышцы млекопитающих и о приближении моторно-денервированной мышцы к более простым типам мышечной ткани.

Выводы

1. Несмотря на сильное сосудорасширяющее действие, йохимбин никаких тономоторных явлений не вызывает.

2. Йохимбин (в количестве 1—3 мг на 1 кг веса) вызывает ослабление и уменьшение длительности тономоторных эффектов в языке как при раздражении n. lingualis, так и при введении никотина.

3. Тономоторные эффекты, ослабленные йохимбином, вновь усиливаются и удлиняются при введении адреналина.

4. Йохимбин устраняет вызываемое раздражением симпатических волокон усиление тономоторных эффектов.

Литература

Гальперин С. И. и Л. А. Орбели (1932), Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 6.
Гинецинский А. Г. и Л. А. Орбели (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2.
Орбели Л. А. (1927), Больш. мед. энциклоп., т. 4.
Орбели Л. А. и А. В. Тонких (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2.
Орбели Л. А. и Л. Г. Фидельгольц (1927), Русск. физиол. журн., т. 10, в. 1—2.
Colle, P. M. Duke-Elder a. W. S. Duke-Elder (1931), Journ. of Physiol., v. 71.
Cushny (1924). A text-book of pharmakology. Ed. 8-e, Philadelphia.
Dale a. Gaddum (1930), Journ. of Physiol., v. 70.
Duke-Elder W. S. (1930), Proc. of Roy. Soc., v. 107, ser. B, № 13748.
Frank, Nothmann u. Hirch-Kaufman (1922), Pflüg. Arch., Bd. 197.
Langley (1907—1908), Journ. of Physiol., v. 36.
Langley (1908), Journ. of Physiol., v. 37.
Langley (1909—1910), Journ. of Physiol., v. 39.
Langley (1922). Das autonome Nervensystem. Berlin.
Plattner u. Reisch (1926), Pflüg. Arch., Bd. 213.
Raymond-Hamet (1925), C. R. Soc. de Biol., t. 93, 1274.
Riesser (1925), Handb. d. Norm. u. Pathol. Physiol., Bd. 8.
Rückert (1930), Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm., Bd. 150.
Van-Rÿnberk (1917), Arch. Neerl. de Physiol., t. 1.
Wachholder u. Ledebur (1932), Pflüg. Arch., Bd. 229.



К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМЕ РАССТРОЙСТВ ДВИЖЕНИЯ ПОСЛЕ ОПЕРАТИВНОГО УДАЛЕНИЯ МОЗЖЕЧКА У СОБАК[1]

Целью настоящего сообщения является оттенение некоторых явлений, которые в общей картине расстройств движения у безмозжечковых собак занимают, как нам кажется, первенствующее место, дают ключ к пониманию некоторых, так называемых кардинальных симптомов, прекрасно освещают роль мозжечка в видовой и индивидуальной эволюции сложных координированных двигательных актов, а вместе с тем в большинстве работ, посвященных изучению функций мозжечка, оказываются или недостаточно оцененными, или даже совершенно упущенными. Наши заключения основаны на наблюдениях, систематически проводившихся над двумя собаками, перенесшими операцию возможно полной экстирпации мозжечка. Наши данные представляют большой интерес прежде всего ввиду исключительной длительности периода наблюдения: первая собака (Окципут) была оперирована 25 мая 1927 г., живет по настоящее время и, следовательно, находится под наблюдением более пяти лет, вторая (Затылок) оперирована 9 января 1931 г., жива, находится под наблюдением полтора года с небольшим. Важно то, что обе собаки представляют картину чрезвычайно симметричных расстройств движений и тонуса. Наконец, необходимо отметить удивительное сходство общего поведения и расстройств у двух животных. Первая собака была демонстрирована нами в заседании Общества физиологов им. И. М. Сеченова 29 марта 1928 г., и тогда же нами были указаны описываемые ниже явления и дано то же толкование основных расстройств, которое проводится в данной статье. Никаких существенных изменений с того времени не произошло, и, следовательно, всю картину можно считать стойким результатом выпадения мозжечковых функций и определенной компенсации.

Мы сознательно воздерживаемся в данной статье от изложения литературного обзора и обсуждения всех контроверз, которые возникли при оценке роли мозжечка, и коснемся их лишь в такой мере, насколько это необходимо для правильного суждения о фактах. Подробное и вполне современное освещение господствующих точек зрения можно найти у Ван-Рийнберка и у Гольдштейна.

У обеих собак операция произведена под морфийно-эфирно-хлороформным наркозом. Техника операции обычная: разрез кожи в затылочной области по средней линии, раздвижение мышц точно по границе правой и левой групп, трепанационное отверстие в середине затылочной кости, осторожное выковыривание вещества мозжечка острой ложечкой, временная нежная тампонада маленькими марлевыми тампонами. Удаление происходило медленно, с многократными экскурсиями ложечки

---

[1] В соавторстве с К. И. Кунстман. Физиол. журн. СССР, т. 15, в. 6, 1932.

в одни и те же участки полости и с повторным выскабливанием. Таким образом удалось экстирпировать большое количество мозжечкового вещества без сминания его и нижележащих частей мозга. Над четвертым желудочком умышленно сохранена тонкая пластинка мозжечковой субстанции как покрышка. Послеоперационное течение вполне благополучное, без симптомов воспалительных явлений или кровотечения.

Все развитие картины мозжечковых расстройств: с кратковременной общей гипотонией мышц, с последующими динамическими явлениями, с развитием тонических спазмов — флексорных в задних конечностях, экстензорных в передних, с опистотонусом, с неспособностью вставать, удерживать равновесие, ходить, — настолько совпадало с классическим описанием Лючиани, что мы считаем лишним подробно на этом останавливаться.

Так же в полном соответствии с описанием Лючиани шло постепенное научение собак ползать, вставать, ходить по стенке, искать опоры и т. д.

Постараемся дать краткую, но возможно полную характеристику состояния собак в стабильный период, как оно представляется, начиная с четвертого или пятого месяца и до настоящего времени. Принимая во внимание несомненно доказанную тесную связь функций мозжечка и больших полушарий мозга, несомненно превалирующее значение двигательных расстройств в симптоматологии мозжечковых поражений, всеми признаваемое, но различно оцениваемое нарушение тонуса (атония Лючиани, гипертония Радемакера, дистония Левандовского), контроверзы между Лючиани и Левандовским о роли мозжечка в чувствительности, наконец, указания ряда новых авторов (Кен-Куре, Камис, Крестовников) на связь мозжечка с функциями вегетативной (симпатической) нервной системы, мы остановимся в нашей характеристике на следующих сторонах: общее состояние и поведение, двигательные расстройства, тонус, состояние чувствительности, вегетативные функции.

Общее состояние и поведение. Обе собаки на протяжении всего периода наблюдения (одна более пяти лет, другая более полутора лет) показывают цветущее общее состояние, прекрасно упитаны, здоровы и бодры. У Окципута бывали случайные кратковременные заболевания пищеварительного тракта, быть может от нарушений диеты, быть может от присутствия ленточных глист. Обе собаки живут свободно в общих лабораторных помещениях на положении комнатных собак, таким образом, оказываются под постоянным контролем и наблюдением всего лабораторного персонала, имеют полную свободу передвижения и тренирования своей двигательной системы, находятся в постоянном общении с десятками людей, как принадлежащих к составу лаборатории, так и случайных посетителей, наконец, проводят бо́льшую часть времени вместе с двумя-тремя такими же «привилегированными» собаками и имеют доступ в общее помещение, где живет десятка два лабораторных собак. Все это ведет к созданию ряда условий для выявления различных сторон высшей нервной деятельности наших собак.

При оценке поведения их наиболее бьющим в глаза явлением надо считать разительный контраст с собаками без больших полушарий мозга: в то время как последние при прекрасно сохраненной моторной функции представляют собой глубоких идиотов, наши безмозжечковые собаки, будучи моторными инвалидами, обнаруживают чрезвычайно изощренную высшую нервную деятельность и кажутся даже по сравнению с нормальными собаками особенно «интеллигентными». Они проявляют различное отношение к отдельным людям, чужих облаивают и даже пытаются

укусить, своих встречают шумной овацией, виляя хвостами, ластясь, стараясь потереться, подставляя головы для ласки: Окципут прибегает за несколько комнат, услышав шаги пришедших хозяев, и после того как получит два-три прикосновения к голове при словах «здравствуй, здравствуй», поворачивается, спешно идет в комнату пришедшего хозяина и занимает место под его столом. У каждой есть в лаборатории излюбленное место, они отлично оценивают моменты, когда может перепасть добавочная еда, моменты вывода на двор для прогулки, на все отвечают правильной и всегда бурной реакцией. Среди лабораторных собак и кошек у них есть «друзья» и «недруги». Они регулярно совершают по собственной инициативе прогулки в общее помещение собак, отправляют там естественные надобности, в периоды течки усиленно ухаживают за самками.

Общее впечатление от наблюдения за их поведением такое, что они нисколько не уступают нормальным собакам, а скорее превосходят их в своей активности, отзывчивости на окружающие события, в умении находить выход из трудных положений. По-видимому, постоянное напряженное использование высшей нервной деятельности для компенсации и обхода затруднений, вызываемых моторной инвалидностью, ведет к некоторому изощрению функций мозговой коры. К этому вопросу нам еще придется вернуться при описании двигательных расстройств и приемов их компенсации.

Двигательные расстройства. Картина мозжечковой атаксии настолько тщательно изучена Лючиани и так мастерски им описана, что к его описанию трудно что-либо прибавить, и если мы к этому вопросу возвращаемся, то только ради оттенения некоторых деталей, имеющих, с нашей точки зрения, важное значение для понимания самого механизма этих расстройств. Походка животных представляет собой нечто вроде неправильного, толчками осуществляемого бега, с сильным выкидыванием передних конечностей, с постоянным выгибанием позвоночника, причем у Окципута обычно имеет место кифоз, у Затылка — лордоз, с попеременным изгибанием спины то вправо, то влево, с перекидыванием таза то вправо, то влево, отчего задние конечности попеременно ставятся то слишком далеко от средней линии, то по ней, то несколько за нее на противоположную сторону, — картина, прекрасно показанная на лючианиевских отпечатках следов. Модуляции в силе кифо-лордотических изгибов ведут то к чрезмерному сближению, то к чрезмерному отдалению передних и задних лап. Часто врываются в акт ходьбы сокращения отдельных мышечных групп, особенно тазового пояса, и собаки выкидывают ногами своеобразные «па». Походка имеет несомненно характер спастической, а не атонической атаксии, напоминая скорее походку собак с высокой перерезкой задних столбов, чем табетическую. Обеим собакам трудно сразу останавливать свой полубег, трудно сразу менять его направление, при попытках к этому они падают или проскакивают мимо нужного места, или натыкаются на предметы и людей. Но они постепенно выработали систему осторожного изменения курса и приготовления к остановке, так что при спокойной локомоции справляются с делом хорошо, при наличии же некоторого возбуждения — срываются. В основе этих расстройств походки, по нашему мнению, лежат два момента: гипертония с неправильным распределением тонуса и постоянное вступление в действие проприоцептивных рефлексов в ответ на отдельные этапы локомоторного акта. Оба момента в свою очередь основаны на понижении способности тормозить те из старых элементов координации которые для

данного моторного акта оказываются несоответственными. Анализ других двигательных актов поможет оценить значение этих моментов.

Стояние обеих собак, как это описано и другими авторами, отличается тем, что конечности сильно отставлены друг от друга и в передне-заднем направлении, и по отношению к средней линии, тонус в них не понижен, а необычно распределен. Это ненормальное распределение тонуса особенно резко выступает при асимметричном разрушении мозжечка, когда одна передняя и перекрестная задняя конечности оказываются сильно абдуцированными, а две других, наоборот, сильно аддуцированными. При лежании к абдукции и аддукции присоединяются соответственно экстензия и флексия. Собакам трудно вставать, они не могут стремительно вскакивать на ноги, как это делают нормальные собаки. Попытки к такому вскакиванию ведут к барахтанию. Животным нужно осторожно повернуться, медленно поднять голову, медленно подняться на передних лапах, затем уже поднять зад. На первых порах может показаться, что дело идет о крайней слабости мускулатуры, что и дало повод Лючиани говорить об атонии и адинамии, но такое объяснение пригодно лишь для раннего послеоперационного периода, в поздних же стадиях речь идет о неспособности быстро подавить наличный тонус, произвести перераспределение его и избежать массы ненужных в данный момент проприоцептивных рефлексов.

Настойчивое врывание проприоцептивных рефлексов является помехой и для противоположного двигательного акта — укладывания. И тут в случаях быстрых поворотов или наклонов наступает резкое ответное движение, которое подчас с силой швыряет собаку в противоположную сторону. И тут животные после ряда неудач и ушибов вырабатывают манеру очень осторожного и безопасного укладывания путем медленного постепенного оседания на грудь и живот за счет раздвигания всех четырех экстензированных конечностей, за этим уже следует медленное поворачивание головы и туловища. Неспособность наших собак управлять тонусом своих мышц и подавлять проприоцептивные рефлексы особенно отчетливо выступает при акте еды. Если собака, увидя на полу пищу, сразу пытается схватить ее, как делала это в норме, она быстро опускает голову и сплошь и рядом ударяется подбородком. Это быстрое опускание головы дает повод для раздражения лабиринтов и рецепторов шейной мускулатуры, в результате чего после удара подбородком или чаще еще раньше, чем голова приблизится к полу, наступает стремительный рефлекс поднятия головы, который в свою очередь вызывает рефлекторное опускание, и т. д. Дело часто доходит до цепных рефлексов в форме ритмических колебаний головы вверх и вниз, и только случайно при одном из опусканий собака подхватывает пищу. Выходом из положения является то, что собаки выработали привычку осторожно опускаться на грудь и живот, как описано выше, и тогда уже брать пищу без резких движений головы. Но при сильном пищевом возбуждении они бросаются сразу и показывают свою моторную инвалидность.

Такие же качательные движения головы, но справа налево и наоборот можно вызвать у них, если быстрым движением руки перед глазами заставить резко повернуть голову.

Итак, на всех примерах двигательных актов мы видим два кардинальных явления: неспособность своевременно и правильно регулировать распределение тонуса и неспособность подавлять массу проприоцептивных рефлексов. Этих двух явлений достаточно, чтобы объяснить все кардинальные симптомы: атаксию, астазию, кажущуюся атонию.

Тонус. При оценке расстройств движения, в сущности, сказано все нужное о тонусе. Во избежание путаницы и споров, конечно, надо условиться, что понимать под тонусом и как его оценивать. Если подразумевать под тонусом наличие определенной степени укорочения и напряжения мышц и известное противодействие деформирующей силе, то наши собаки в стационарный период никакой атонии не обнаруживают, а показывают скорее гипертонию: об этом говорят и данные повседневного наблюдения, и попытки дать объективное количественное выражение тонуса, сделанные на наших же собаках Д. Ф. Шмелькиным. Эти данные сходятся с данными Н. Ф. Попова.

Если же под тонусом подразумевать и нормальное распределение этого напряжения между отдельными группами мышц, способность управлять этим распределением в каждый данный момент, то мы находим и неправильное распределение тонуса, и крайне пониженную способность регулировать тонус, а через него и амплитуду движений. Вероятно, именно этот дефект и называют некоторые авторы «атонией». Но мы считаем возможным говорить о трех сторонах дела раздельно и обозначать их разными словами.

Чувствительность. По понятным причинам говорить о «чувствительности» у собак в истинном смысле этого слова трудно, и мы имеем в виду только реактивность на различные раздражители, объективно расцениваемую по порогам и по характеру ответных реакций. В этом отношении интересны повседневные наблюдения над кожной тактильной чувствительностью, которая оказывается резко повышенной, особенно у Затылка. На малейшее неожиданное прикосновение к коже он реагирует так сильно, что его нередко откидывает и подбрасывает целиком; при этом собака очень часто рычит, лает и даже набрасывается на раздражающего, даже если это хозяин. Эта бурная реакция быстро угасает при повторных раздражениях и восстанавливается только после некоторого промежутка. Ее нет вовсе, если животное готово к раздражению.

Такое течение явлений — повышенная возбудимость и слишком бурная и разлитая реакция при первых раздражениях, резко астенический характер реакции и повышение тормозимости со стороны коры мозга — свидетельствует о каком-то нарушении контроля над состоянием чувствительности и рефлекторной деятельности, об утрате механизма, регулирующего состояние нервного прибора и удерживающего его на каком-то определенном, постоянном среднем уровне.

Вегетативные функции. Здесь прежде всего необходимо отметить крайне упорную задержку стула на много дней, наблюдавшуюся как у этих двух, так и у третьей собаки, у которой экстирпация произведена не так симметрично, — указание на крайнюю степень возбуждения симпатической системы в начальный послеоперационный период. В дальнейшем со стороны пищеварительного тракта ничего особенного не заметно. Затем бросается в глаза нарушение функции пиломоторов, в результате чего волосы, особенно на спине в межлопаточной области, постоянно взъерошены, как это наблюдается у кошек с полной симпатэктомией (Л. А. Орбели и А. В. Тонких).

Других специальных указаний на расстройство вегетативных функций нами не отмечено, но сопоставляя два приведенных явления с теми данными, которые получены в опытах с раздражением мозжечка как у нас в лаборатории (А. М. Зимкина и Л. А. Орбели, А. А. Михельсон и В. В. Тихальская), так и в других лабораториях, мы не можем не считать доказанным существование какой-то функциональной связи между мозжеч-

ком и симпатической системой. А в связи с этим, конечно, встает вопрос и о механизме того управления тонусом, реактивностью органов чувств, функциональными свойствами рефлекторных дуг, о которых мы говорили выше. Мысль, высказанная впервые А. Н. Крестовниковым, о том, что обнаруженное им трофическое влияние мозжечка на мышцу, может быть, осуществляется через sympathicus, слишком соблазнительна, чтобы можно было ее обойти. Действительно, как правильно отметил Крестовников, характер функциональных изменений, которые он обнаружил после половинной экстирпации мозжечка в мышцах одноименной стороны, вполне подходит под рубрику тех адаптационно-трофических влияний симпатической системы, которые установлены в наших лабораториях. Некоторые из тех нарушений в функциональном состоянии мышц и центральной нервной системы, которые наблюдали мы у безмозжечковых собак, тоже легко могут быть объяснены нарушением или ограничением адаптационно-трофической роли симпатической нервной системы. Но этот вопрос требует специальной экспериментальной разработки.

Заключение

Оценивая весь представленный старыми авторами громадный фактический материал и сопоставляя с ним наблюдавшиеся нами факты, мы должны сказать, что классики исследования мозжечка описали все, что можно наблюдать, с исключительным вниманием и мастерством. Ничего существенно нового с фактической точки зрения нам прибавить не пришлось. Что касается толкования наблюдаемых явлений, то нам дело представляется следующим образом. В процессе эволюции организмов, как филогенетической, так и онтогенетической, исключительно важное место занимает эволюция моторной функции: старые формы управления мышечной тканью сменяются новыми, старые эффекты определенных раздражений уступают место новым эффектам, изменяются координационные отношения, и отдельным мышцам приходится участвовать в работе не только под влиянием новых раздражителей, но и в новых комбинациях с другими мышцами, в новой последовательности, в новых ритмах и т. д. Эта смена отношений происходит не путем уничтожения, а путем подавления филогенетически-древних форм деятельности высшими формами нервной деятельности. Орган, осуществляющий выработку новых координационных отношений, — кора головного мозга — может осуществлять в достаточной мере это подавление старых функциональных форм только при наличии определенных условий, и эти условия создаются наличием мозжечка. Недаром в морфологии отмечен определенный, ясно выраженный параллелизм в развитии больших полушарий и мозжечка. От тех же рецепторных аппаратов, которые дают начало условным и безусловным двигательным рефлексам, начинаются рефлекторные дуги (с общим начальным афферентным участком), проходящие через мозжечок и осуществляющие специальное регулирующее влияние на тонус, понижающее и повышающее его, ведущее к перераспределению его и дающее возможность правильного его использования. Эти же мозжечковые рефлекторные дуги осуществляют контроль и регуляцию функционального состояния рефлекторных дуг, проводящих фазические проприоцептивные рефлексы.

Наиболее характерными при удалении мозжечка и являются поэтому двигательные расстройства, основанные на неправильном распределении и повышении тонуса, на утрате способности соразмерно его регулировать

при осуществлении локомоторных и других, особенно произвольных актов, на бесконтрольном, не подавляемом врывании проприоцептивных рефлексов, смешивающих старые и новые координационные отношения, отсюда атаксия, астазия (цепи рефлексов), асинергия, «атония» (не в смысле понижения тонуса, а в смысле плохого управления им).

Мозжечок есть центральный орган адаптационно-трофического значения, являющийся пособником коры больших полушарий в переработке координационных отношений и в управлении всей остальной нервной системой.



ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРИНЦИПЕ В ФИЗИОЛОГИИ [1]

В 1909 г. в статье, озаглавленной «Эволюция функций животных», английский физиолог К. Люкас отметил как досадное явление, что до последнего времени изучение физиологических процессов идет вне связи с эволюционным учением, которое оказало такое могучее влияние на развитие морфологических знаний. К. Люкас пытался начертать основные линии, по которым должно итти изучение эволюции функций, и некоторые приемы исследования, которые должны быть соблюдены для того, чтобы физиологический эксперимент мог быть использован для выяснения этой эволюции.

С того времени несомненно многое изменилось: в значительной степени разрослась сравнительная физиология, появились зачатки эмбриональной физиологии и химической эмбриологии, возникла «физиология развития»; все-таки и теперь нельзя сказать, чтобы эволюционная теория так же отчетливо оказывала свое победоносное влияние на развитие физиологии, как она это делает в науках морфологических.

Нельзя не согласиться с жалобами нашего молодого физиолога Х. С. Коштоянца, что систематическая разработка физиологии в свете теории развития практически отсутствует и подавляющее большинство физиологов при собирании и анализе экспериментального материала довольствуется рассмотрением данного процесса у данного представителя животного царства в современных условиях без всякой попытки оценить историю возникновения и развития этого процесса и в этой истории найти ключ к разъяснению тех или иных темных сторон вопроса.

Как человек, привыкший пользоваться эволюционной точкой зрения в исследовании и преподавании физиологии, я позволяю себе рассмотреть несколько вопросов, в которых эволюционная теория, с одной стороны, получает значительное обоснование в физиологии, а с другой стороны, сама является путеводной нитью физиологического анализа. Я отнюдь не претендую на исчерпывающее освещение вопроса, а коснусь лишь тех сторон его, которые стоят в непосредственной связи с разрабатываемыми мной проблемами и потому ближе всего мне знакомы. Я считаю особенно важным сделать это потому, что в своей прекрасной статье «Физиология и теория развития» Х. С. Коштоянц, разбирая ряд примеров, совершенно обошел молчанием мои взгляды и мои работы, а между тем они, как мне кажется, являются весьма демонстративными.

1. Одним из самых удивительных чудес и одной из самых трудных загадок в области физиологии человека и животных бесспорно является координация движений — тонкое и точное согласование в работе всех

---

[1] Природа, 1933, № 3—4; см. также в кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.

отдельных мышц, входящих в состав нашего тела, согласование, ведущее к тому, что все наши движения являются гладкими, пластичными, размеренными, экономными и не обнаруживают признаков механической борьбы противоположно действующих антагонистических мышц.

Самый факт координированности наших движений известен давно; существует ряд прекрасных описаний как нормальных координационных движений, так и всевозможных расстройств координации, выступающих в результате тех или иных повреждений центральной нервной системы, заболеваний ее, отравлений.

Исходя из обнаруженного И. М. Сеченовым факта, что в центральной нервной системе наряду с процессом возбуждения может возникать противоположный по своему внешнему проявлению процесс торможения, и из мыслей самого Сеченова, что этому тормозному процессу должна принадлежать важная роль в регуляции и координировании отдельных наших деятельностей, Н. Е. Введенский и Шеррингтон изучали несколько более или менее сложных рефлексов, регистрируя при этом участие отдельных мышц в ответе на те или иные внешние раздражения.

Шеррингтон показал, что, несмотря на существование самой обобщенной анатомической связи через центральную нервную систему всех решительно чувствительных точек нашего тела со всеми решительно мышцами, раздражению каждого участка тела соответствует двигательный акт с различным участием отдельных мышц: каждое раздражение, в зависимости от его характера, количественного выражения и места приложения, вызывает одновременное возникновение в центральной нервной системе очагов возбуждения, стремящегося распространяться по мозговой массе, и очагов торможения, не допускающего возможности активной деятельности некоторых мышечных групп или ее обрывающего.

Эти очаги возбуждения и торможения возникают не как попало, не случайно, а строго закономерно, так что каждому раздражению (определенного качества, силы и места приложения) соответствует определенная мозаика очагов возбуждения и торможения, причем всегда выражен закон «реципрокной иннервации антагонистических мышц», проявляющийся в том, что возбужденному состоянию центров одних мышц соответствует торможение центров мышц, им антагонистичных. Иначе говоря, механическая борьба мышц на периферии отсутствует и заменена внутрицентральной борьбой в виде столкновения процессов возбуждения и торможения в центрах антагонистических мышечных групп. Эта картина называется «симультанной», или одновременной, координацией, в отличие от координации «сукцессивной», или последовательной, выражающейся в том, что движения правильно и согласованно переходят одно в другое и нередко складываются в закономерные цепи.

В основе сукцессивной координации лежат два основных механизма: «проприоцептивные» показания, поступающие в центральную нервную систему в результате всякого движения и вызывающие ответные двигательные же рефлексы характера или «отдачи», или удержания позы, и явления «последовательной спинальной индукции», заключающиеся в том, что всякий очаг возбуждения имеет тенденцию превратиться или даже превращается в очаг торможения и, наоборот, всякий очаг торможения имеет тенденцию превратиться или превращается в очаг возбуждения. Эти два момента, в большей или меньшей мере совпадая друг с другом, обусловливают тот или иной характер вторичных рефлексов, усложняющихся еще раздражениями, дополнительно падающими на своеобразно подготовленную почву.

Шеррингтон в своих работах касается только тех рефлекторных актов, которые осуществляются за счет спинного мозга и низших стволовых отделов центральной нервной системы и которые являются врожденными, наследственно передаваемыми. Но возникает вопрос, как возникли эти координационные отношения, почему каждому виду раздражения соответствует именно эта, а не другая мозаика очагов возбуждения и торможения, именно этот, а не другой характер распространения возбуждения по нервной системе, а в результате именно данная, всегда целесообразная группировка работающих и неработающих мышц, мышц, работающих статически и динамически. Ясно, что ответ на перечисленные вопросы составляет и должен составлять одну из важнейших задач физиологии, между тем самих-то вопросов почти никто себе не ставит и все устремляют свое внимание на самый анализ, на уточнение его, на распространение с одних случаев рефлекторной деятельности на другие. Ясно вместе с тем, что для ответа на эти вопросы надо вскрыть предшествующую историю изучаемых нами готовых координационных отношений, выяснить, как они формировались, *проникнуть в механизм возникновения координационных отношений*. Но как это сделать?

Начиная с 1913 г., с момента выхода на преподавательскую арену, я старался внушить своим слушателям ту мысль, что *ключ к разгадке этой тайны лежит в учении об условных рефлексах*, учении, которое с таким исключительным успехом создано и разрабатывается И. П. Павловым. С особенной четкостью я высказал это положение в 1920 г. во вступительной лекции в Ленинградском медицинском институте и в 1922 г. в докладе, посвященном памяти Н. Е. Введенского.

Я подчеркивал, что в то время как Шеррингтон изучает готовые координационные отношения, «Павлов, исходя из индифферентного раздражителя, образует новую рефлекторную связь и, ставя вновь возникший рефлекс в те или иные условия, создает по своему произволу из сырого пластического материала те или иные координационные отношения и, таким образом, изучает процесс формирования координационных отношений» (см. настоящее издание, стр. 72).

Прибегнув далее к аналогии с другой областью знания, я уподобил работу Шеррингтона работе химика-аналитика, работу Павлова — работе химика, осуществляющего синтез химических соединений.

«Как в химии анализ готовых соединений не дает полной картины знания и химик начинает понимать основные свойства и внутреннюю структуру соединения лишь после того, как осуществит синтез его, и начинает понимать именно на основании тех промежуточных процессов, которые обеспечили возможность синтеза, так и в физиологии координационных отношений изучение условных рефлексов является средством для постижения тех путей, по которым идет история возникновения координаций. И если стать на точку зрения общебиологического закона, что эволюция индивида совершается по тем же законам, по которым совершалась эволюция вида, то мы оказываемся перед утверждением, что *изучение условных рефлексов открывает нам пути функциональной эволюции нервной системы*: готовые координационные отношения, с которыми мы родимся, образовались в течение тысячелетий по тем же основным законам, по которым образуются новые условные координационные отношения в течение недель, а иногда и дней и часов в нашей индивидуальной жизни» (см. настоящее издание, стр. 72).

Так что же говорит учение об условных рефлексах? Оно говорит, что определенные отделы нашей центральной нервной системы представляют собой как бы свободную, молодую, «пластическую» мозговую массу, при посредстве которой вырабатываются новые временные функциональные связи, что индифферентные сначала раздражители могут сделаться возбудителями любой деятельности, если только повторно совпадают во времени с теми раздражителями, которые в силу врожденных отношений вызывают эту деятельность.

Возможность образования новых условных рефлексов почти безгранична (она ограничена только способностью наших органов чувств воспринимать те или иные виды раздражений), и если мы не наблюдаем у людей и у животных полной спутанности отношений, безразличного реагирования всеми деятельностями на все раздражения, то потому, что параллельно с образованием новых «условных» связей постоянно идет их ограничение, уточнение и даже упразднение за счет развивающегося «внутреннего торможения». Это «внутреннее торможение» в зависимости от частных условий его возникновения проявляется как «угасание», «дифференцировка», «условное торможение», «запаздывание», но всегда оно возникает из самого возбуждения, в тех случаях, когда условный рефлекс не подкрепляется врожденным безусловным, иначе говоря, когда возбуждение не находит себе выхода в хорошо повторенное и притом возбужденное русло безусловной рефлекторной дуги.

Данные Павлова и его сотрудников показывают далее, что в коре головного мозга и возбуждение, и торможение чрезвычайно широко иррадиируют, захватывая сначала всю корковую массу, причем иррадиация сначала носит непосредственный линейный характер, отражаясь раньше и в большей мере на близких участках коры, а затем уже вырабатываются очаги и пути, которые либо оказываются свободными для распространения возбуждения, либо реагируют на него торможением. Иначе говоря, вся масса мозговой коры, диффузно построенная и сначала диффузно проводящая, превращается в сложный мозаичный прибор из очагов возбуждения и торможения, причем каждому раздражителю, в зависимости от условий, при которых он повторно действовал, соответствует своя особая картина распределения этих очагов, свои временные отношения, своя смена одной картины другой.

Вот на основании этих-то данных учения И. П. Павлова я и высказал предположение, что и в филогенетически древних отделах центральной нервной системы, например в спинном мозгу, мы когда-то имели диффузную валовую реакцию всей мозговой массы на раздражение и в результате не дифференцированные суммарные реакции всего мышечного прибора, а уточненные, экономные, координированные двигательные акты с лежащей в основе их «реципрокной иннервацией антагонистических мышц» выработались в процессе эволюции по тем же законам, по которым вырабатывались уточнение, ограничение, специализация условных рефлексов. Мыслимо даже, что эта выработка произошла на почве проприоцептивных показаний со стороны антагонистических мышц, находившихся некогда в состоянии фактической механической борьбы.

До 1921 г. эти соображения носили только характер предположений, ничем не обоснованных, и являлись произвольной попыткой применения общего биогенетического закона к вопросу о возникновении спинномозговых координаций. Но затем мне посчастливилось получить фактическое обоснование, позволяющее утверждать правильность этих соображений.

В 1921 г. я совместно с моей сотрудницей К. И. Кунстман вел длительные наблюдения над собакой, у которой мы перерезали чувствительные (задние) корешки всех спинномозговых нервов, участвующих в иннервации левой задней конечности (3—7-го поясничных и 1—2-го крестцовых). В числе расстройств, которые выступили в результате нашего оперативного вмешательства, наше внимание привлекли два явления: 1) ритмические сокращения разгибательной мускулатуры на левой стороне, по ритму своему точно совпадавшие с дыхательным ритмом, именно с фазой вдоха; 2) перекрестный коленный рефлекс, т. е. быстрые разгибательные движения не только правой, но и левой конечности в коленном суставе при ударе по коленному сухожилию правой стороны. Мы тогда же истолковали эти явления как повышенную реакцию на приходящие со стороны иррадиирующие волны возбуждения.

В докладе 23 ноября 1922 г. я провел подробный анализ этих явлений и показал, что они являются доказательством диффузной и самой неограниченной иррадиации возбуждения по центральной нервной массе, что даже такое слабое, видимо, уточненное возбуждение, как возбуждение дыхательного центра, распространяется всегда на все отделы мозга, но оказывается заторможенным везде, кроме некоторых ограниченных отделов. Нарушение нормального притока импульсов со стороны чувствительных нервов ведет к такому нарушению равновесия между процессами возбуждения и торможения, что пояснично-крестцовые сегменты спинного мозга начинают реагировать на приходящие волны, в норме остающиеся незаметными для внешнего наблюдения.

Впоследствии, в 1923 г., мы прооперировали так же вторую собаку и получили те же результаты, но в еще более отчетливой форме. И у нее «проявились явления широкой иррадиации возбуждения в центральной нервной системе. Деафферентированная конечность, лишенная контроля над собой, представляла собой как бы флюгер, который реагировал на все без исключения раздражения, падавшие на животное, и принимал участие во всех двигательных актах сопутствующими движениями»,[2] у нее так же «совершенно отчетливо выступил и описанный нами ранее феномен совпадения движений деафферентированной конечности с дыхательными экскурсиями, именно с началом вдоха».[3] Нашим основным выводом явилось утверждение, что безграничная иррадиация возбуждения имеет место всегда и что наша мозговая масса по существу своему является диффузно-проводящей нервной системой и сохраняет в скрытой форме свойства диффузной нервной системы.

Этой нашей точке зрения мы нашли подтверждение в следующих фактах. Альфельд, наблюдая за дыханием недоношенных плодов, обнаружил, что у них каждое дыхательное движение сопровождается оживленными движениями конечностей. М. Минковский, изучая рефлекторную деятельность человеческих плодов, обнаружил в первой половине эмбриональной жизни чрезвычайную распространенность, разнообразие и недифференцированность двигательных ответов на различные раздражения кожи, что, так же как мы, объяснил широкой иррадиацией возбуждения по центральной нервной системе. Во второй половине эмбрионального периода Минковский обнаружил постепенное концентрирование

---

[2] Изв. Научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, т. 9, в. 2, 1924, стр. 190—191 (см. также настоящее издание, стр. 79).

[3] Там же, стр. 191 (см. также настоящее издание, стр. 80).

возбуждения — рефлексы становятся более ограниченными и специализированными.

Интересно, что в статье, напечатанной в 1924 г. в сборнике в честь И. П. Павлова, Минковский также проводит параллель между корой мозга как молодым образованием и эмбриональным спинным мозгом. Эти данные основанные на изучении онтогенеза, вполне гармонируют с данными сравнительной физиологии, которые свидетельствуют, что «элементарная нервная система» низших беспозвоночных животных на самом начальном этапе филогенеза носит диффузный характер не только морфологически, но и функционально, что все реакции на этом уровне проявляются в форме суммарного вовлечения всей мускулатуры. Следовательно, даже в нашей высокоразвитой центральной нервной системе мы имеем налицо отголосок старых функциональных отношений.

Этот факт в высшей степени важен, потому что он является примером общего хода функциональной эволюции нервной системы. На каждом шагу — и в лабораторном эксперименте, и в клиническом наблюдении, и в педагогическом опыте — нам приходится встречаться с подтверждением того положения, что процесс эволюции идет не путем окончательного уничтожения старых функциональных отношений, а путем заслонения их новыми. И старые упрятанные формы деятельности вырываются наружу всякий раз, как наступают какие-либо явления, нарушающие нормальный баланс возбуждения и торможения. Недаром современная неврологическая клиника все больше и больше укрепляется на эволюционной позиции и находит объяснение целому ряду патологических симптомов в выявлении старых форм функциональных отношений (Хэд, Фёрстер, М. И. Аствацатуров, С. Н. Давиденков, Г. И. Маркелов). Тот же прием дает блестящие результаты в руках И. П. Павлова при его физиологическом анализе функциональных неврозов.

Особенно плодотворной эта точка зрения оказывается там, где мы имеем дело с переработкой координационных отношений, например с заменой старых форм локомоции (ходьба на четырех ногах) новыми (ходьба на двух задних конечностях при вертикальном положении позвоночника, использование передней конечности для хватания, лазания, а потом для трудовых процессов, а не для ходьбы и т. д.). Оценить и понять все наблюдающиеся тут явления можно только имея постоянно в виду, что при этом сталкиваются старые и новые формы движений, что орган, осуществляющий новые координационные отношения, — кора головного мозга — не имеет непосредственной связи ни с органами чувств, ни с мышцами, а получает сигналы и посылает двигательные импульсы через спинной мозг и стволовую часть головного мозга — органы, уже обремененные прочно фиксированными филогенетически древними координационными отношениями. Следовательно, переработка координаций, выработка новых форм движений основана на подавлении и стушевывании старых координационных отношений.

Уже в нормальных условиях мы наталкиваемся на каждом шагу на такие проявления старых форм в новых, как например махание руками при ходьбе и т. д. Но особенно ярко борьба старых и новых форм выступает тогда, когда убран мозжечок: в этих случаях вся координация движений является расстроенной, и, как удается теперь понять, это расстройство главным образом заключается в понижении способности подавлять старые, ненужные уже координационные формы, которые врываются при каждом новом движении и создают путаницу двигательных актов. На основании этих фактов мы рассматриваем теперь мозжечок

как орган, регулирующий функциональное состояние низших частей мозга и являющийся в силу этого пособником больших полушарий мозга в деле подавления деятельности старых координационных аппаратов.

Таким образом, анализ двигательных расстройств у животных без мозжечка под углом зрения теории развития приводит нас к необходимости признать двоякого рода высшие центральные образования: один род — устанавливающий новые связи, направляющий деятельность низших отделов мозга в новое русло и обусловливающий возможность индивидуального приспособления двигательных актов к новым условиям существования организма (большие полушария) и другой — регулирующий состояние различных отделов мозга и таким образом обеспечивающий возможность более или менее легкого управления ими. Такой взгляд на механизм мозжечкового управления стал для нас возможным благодаря тому, что уже раньше мы установили бесспорное влияние симпатической нервной системы на функциональную способность центральной нервной системы (А. В. Тонких — для спинного мозга, А. Н. Крестовников и В. В. Савич — для продолговатого, В. В. Стрельцов — для межуточного, Э. А. Асратян — для больших полушарий) и выяснили роль некоторых участков таламической области как центрального очага, управляющего через симпатическую систему функциональной готовностью мышц, органов чувств и центральной системы.

Что же говорит нам сравнительная физиология. Она учит нас (Иордан), что на ранних этапах филогенеза (брюхоногие моллюски) высшим ганглиозным образованиям неприсуща функция вызова тех или иных двигательных актов, а только функция регулирующего, преимущественно тормозного воздействия на состояние остальных центров. Если еще принять во внимание, что высоко организованная нервная система позвоночных представляет собой сегментарный аппарат, интегрированный в единое целое, сохраняющий в себе и элементы сегментарной деятельности, и способность обобщенной координированной деятельности, мы вправе утверждать, что в ней имеются отражения всех тех основных типов нервной системы, которые мы находим в различных узловых этапах филогенеза.

2. В качестве второго примера я остановлюсь на некоторых сторонах физиологии мышечной ткани. Несколько лет тому назад (1921 г.) мне посчастливилось высказать рабочую гипотезу и на основе ее прийти к установлению чрезвычайно важного в теоретическом и практическом отношении учения о наличии у наших скелетных мышц добавочной иннервации (симпатической), регулирующей функциональные свойства мышцы, ее физическое состояние и физико-химические процессы.

При построении этой гипотезы я руководствовался различными соображениями, из которых одним было рассуждение, основанное на оценке хода функциональной эволюции мышечной ткани. Именно, я исходил из мысли, что различные виды мышечной ткани, встречающиеся у высоко развитых организмов, представляют собой различные этапы функционального совершенствования одной и той же по существу сократительной ткани, что наряду с определенными качественными и количественными различиями они имеют ряд общих свойств и общих черт в истории своего развития.

Я обратил внимание на то, что все виды сократительной ткани, кроме поперечнополосатой скелетной мышцы, характеризуются более или менее отчетливой автоматической деятельностью, т. е. деятельностью под влиянием агентов местной среды, и наличием иннервационного аппарата в виде центробежных нервов, регулирующих функциональные свойства



Л. А. Орбели с сотрудниками в 1934 г. Слева направо, в первом ряду: Р. О. Барсегян, С. Ф. Гринбойм, А. Т. Худорожева, М. Д. Кашкай, Е. Д. Антошкина, Н. Н. Лифшиц, А. А. Смирнов; во втором ряду: Л. Г. Лейбсон, А. Г. Гинецинский, М. П. Бресткин, А. В. Тонких, Л. А. Орбели, М. Б. Тетяева, Д. Я. Глезер, Е. М. Крепс; в третьем ряду: С. Д. Амром, Н. И. Михельсон, А. В. Лебединский, Г. В. Гершуни, Ц. Л. Янковская, Н. В. Бекаури, О. А. Михалева, Е. С. Левицкая, А. А. Михельсон, В. Р. Сонин, Н. А. Итина; в четвертом ряду: М. М. Рейдлер, С. Э. Беленькая, Ю. А. Клаас, Я. А. Эголинский, А. А. Волохов, Н. А. Галицкая, Е. А. Моисеев, А. М. Алексанян, С. М. Дионесов, В. Ф. Викторов, К. М. Штейнгарт, Н. Г. Саввин, Л. Г. Воронин.



мышечной ткани (повышающих или понижающих возбудимость, сократительность, проводимость). У скелетных же мышц позвоночных животных автоматизм отсутствует и заменен деятельностью под влиянием импульсов, приносимых со стороны центральной нервной системы по двигательным нервам. Следовательно, скачок в постепенном ходе эволюции должен был заключаться в появлении нового типа иннервации, непосредственно вызывающего ткань к функции, ставящего ее под чрезвычайно тонкое и точное управление со стороны центральной нервной системы и вытесняющего постоянную зависимость от местной среды.

При таком взгляде на дело естественно было предполагать, что тот тип иннервации, который является универсальным для всех остальных, более примитивных форм мышечной ткани, мог сохраниться и играть роль такого же регулятора функциональных свойств скелетной мышцы, какую он играл при автоматической деятельности. Так как морфологические данные говорили в пользу возможности существования акцессорной симпатической иннервации, то мне оставалось только применить к мышце скелетной те способы оценки влияния на функциональные свойства мышцы, которые применялись ранее для сердечной мышцы. Конечно, это было связано с преодолением больших трудностей; все же в конце концов мне и моим сотрудникам, А. Г. Гинецинскому и В. В. Стрельцову, удалось эти трудности преодолеть и получить полное подтверждение высказанной гипотезы.

Дальнейшие работы моих сотрудников привели к окончательному укреплению наших научных позиций в этом вопросе и к доказательству того, что в основе изменения функциональных свойств скелетной мышцы под влиянием симпатических нервов лежат существенные сдвиги в физическом и физико-химическом состоянии (электропроводность, упруговязкие свойства) и в химических процессах (А. В. Лебединский, Е. М. Крепс, А. Н. Крестовников, В. В. Стрельцов).

Как я упомянул выше, эти эволюционные соображения явились не единственным основанием для допущения симпатической иннервации скелетных мышц. Наряду с ними фигурировали соображения, основанные на изучении вопроса о повышенном теплообразовании в организме при так называемом тепловом уколе, т. е. при раздражении ядер серого бугра. Опыты, поставленные под углом зрения этих соображений, также привели нас к заключению, что в мышцах может быть вызвано повышенное теплообразование через симпатические волокна (Л. А. Орбели и А. В. Тонких), иначе говоря, привели к тому же заключению о наличии и важности симпатической иннервации мышц. Если принять во внимание, что в отношении гладкой и сердечной мышцы мы до последнего времени знали только влияние на функциональные свойства (влияние, названное мной «адаптационным»), а в отношении скелетной мышцы показали наряду с таким же адаптационным влиянием еще и влияние на физические свойства и ход химических превращений (т. е. влияние «трофическое», по номенклатуре И. П. Павлова), то ясно, что мы вправе считать более чем вероятным «трофическое» влияние и на примитивные формы мышечной ткани, в том смысле, как это предсказывал Павлов еще в 1920 г.

Приведенные данные интересны для нас в настоящий момент тем, что эволюционная точка зрения позволила правильно обосновать гипотезу, наметить необходимые для ее проверки опыты и оправдать ее фактами, причем те же факты оказались проверенными и подтвержденными другой серией опытов, осуществленных по совершенно иным основаниям

и по иному плану. Иначе говоря, эволюционная точка зрения оказала плодотворное направляющее влияние на развитие наших знаний и сама оказалась подкрепленной.

Конечно, было бы странно думать, что одной этой группы фактов достаточно для того, чтобы делать какие-либо заключения о ходе функциональной эволюции нервно-мышечного прибора. К счастью, мы имеем еще несколько рядов фактических данных, которые заставляют рисовать себе ход этой эволюции именно так, как я ее выше представил.

В первую очередь тут приходится вспомнить данные Иордана и его сотрудников о той части мускулатуры низших беспозвоночных животных, которая выполняет функции локомоции, защитных и оборонительных реакций на внешние раздражители, например мускулатура ноги у брюхоногих моллюсков. Будучи и гомологом, и аналогом нашей скелетной мускулатуры, она в отношении основных функциональных свойств и иннервации оказывается гораздо ближе к гладкой мускулатуре позвоночных, чем к скелетной: значительную роль играют влияния местных физических и химических факторов, активная деятельность ее представляет собой во многих случаях местную реакцию именно на эти раздражения, нервным узлам приходится играть не роль центров, вызывающих ткань к деятельности, а роль аппаратов, ускоряющих и замедляющих ход химических реакций и тех изменений упруго-вязких свойств, которые лежат в основе деятельности этих мышц и могут с успехом осуществиться и без нервных импульсов.

Таким образом, на ранних этапах развития той сократительной ткани, высшей формой развития которой в настоящее время является скелетная мускулатура, мы имеем наличие только такой иннервации, которая создает «изменение состояния» и которая, конечно, ближе к нашей «адаптационно-трофической» иннервации, чем к двигательной в истинном смысле слова. Во-вторых, приходится вспомнить чрезвычайно важное наблюдение Карэй, что при помощи некоторых искусственных мероприятий (повторное вливание в мочевой пузырь нарастающих доз борной кислоты при нарастающей продолжительности и под большим давлением) можно добиться передифференцирования гладкой мускулатуры мочевого пузыря собаки в поперечнополосатую. Наконец, возможность возвращения поперечнополосатых мышц к более ранним функциональным отношениям путем исключения моторной иннервации. На последнем явлении я позволю себе остановиться несколько дольше.

В 1869 г. Вюльпиан встретился неожиданно с парадоксальным фактом: через несколько дней после перерезки двигательного нерва языка (подъязычный нерв) чувствительный нерв (язычный нерв) начинал вызывать медленные и затяжные тонические сокращения мышц языка. Этот факт был многократно наблюдаем Вюльпианом, затем подтвержден И. Ф. Ционом и Гейденгайном. Последний выяснил, что это «псевдомоторное» действие может наблюдаться при перерезке двигательного нерва и в других мышцах и всегда связано с раздражением тех нервных стволов, которые содержат в себе сосудорасширяющие (вазодилятаторные) волокна. Шеррингтон показал, что то же явление наблюдается в мускулатуре конечностей.

Далее было обнаружено, что мышца, потерявшая моторную иннервацию, приобретает наклонность к автоматической деятельности в виде так называемых фибриллярных подергиваний и начинает реагировать сильным тоническим сокращением на никотин и на ацетилхолин. Так

как эти яды являются раздражителями мышц низших позвоночных (амфибий, рептилий и птиц) уже в норме, было высказано предположение (Франк), что перерезка двигательного нерва ведет к возврату филогенетически более древнего состояния. При этом явление выступает раньше, чем наступает дегенерация двигательного нерва, и зависит, следовательно, от прекращения притока к мышце импульсов со стороны центральной нервной системы. В высшей степени важно, что эмбриональные скелетные мышцы млекопитающих реагируют на ацетилхолин и никотин, как мышцы низших позвоночных.

Мне с моими сотрудниками (Д. Г. Фидельгольц, А. Г. Гинецинский, Г. В. Гершуни, С. И. Гальперин) удалось показать, что при этом своеобразном состоянии моторно-денервированной мышцы отчетливо выступает роль симпатической нервной системы, усиливающей «псевдомоторные», или, как их теперь чаще называют, «тономоторные», эффекты.

Затем мы показали, что раздражение перерезанного моторного нерва в то время, пока он еще окончательно не переродился, оказывает на них тормозящее влияние, что это тормозящее влияние сохраняется еще несколько дней после того, как перерождающийся нерв потерял способность вызывать двигательные эффекты. А если сшить концы перерезанного двигательного нерва и обеспечить возможность регенерации, то восстановление функций идет всегда так, что сначала выступает способность оказывать тормозящее влияние на тономоторные эффекты, а потом уже появляется двигательная функция. Следовательно, весь ход явлений говорит в пользу высказанного выше предположения, что в естественном процессе функциональной эволюции мышц мы имеем переломный момент, когда возникает специальная моторная иннервация, вытесняющая зависимость от местной среды и действующих в ней химических и физических агентов и подчиняющая мышцу более уточненному контролю центральной нервной системы.

Естественным являлось предположение, что в громадной массе поперечнополосатой мускулатуры млекопитающих могут встречаться волокна, неодинаково продвинувшиеся в эволюционном развитии, например уже приобретшие двигательную иннервацию, но еще не вполне утратившие зависимость от химических факторов среды. И действительно, 1930 год принес нам исключительной важности наблюдение Дюк-Эльдеров, что глазные мышцы млекопитающих реагируют на ацетилхолин и никотин как мышцы эмбриональные, как мышцы, потерявшие двигательную иннервацию, как мышцы низших позвоночных. Вскоре вслед за этим Ледебур и Вахгольдер обнаружили наличие таких мышечных представителей и в мускулатуре конечностей. Этот факт открывает нам широкую возможность сопоставлять бóльшую или меньшую степень освобождения от ацетилхолинового влияния с изменением всех других функциональных свойств мышцы.

Изучение тономоторного феномена представляет в настоящее время одну из интереснейших физиологических проблем, так как он оказывается чрезвычайно чувствительным к целому ряду отклонений химизма крови от средней физиологической нормы (я и мои сотрудники: Г. В. Гершуни, Д. М. Гзгзян, Г. П. Мушегян, А. А. Данилов) и может служить прекрасным объектом для оценки той картины, которую должна бы была представлять мышечная деятельность, если бы в процессе эволюции не установились новые иннервационные отношения.

Пример анализа одной из сторон функциональной эволюции мышц заставляет меня вернуться к статье Люкаса. Указывая путь изучения

эволюции функций, Люкас считает необходимым помещение тканей и органов представителей различных классов в единую однообразную среду и оценку их отношения к тем или иным агентам в строго тождественных условиях, но тут же сам сетует, что такая единая среда будет далеко не физиологической для большинства органов. При обычном же сравнительно-физиологическом анализе в естественных условиях часто смешивают два обстоятельства: различия в функциональной способности органа и различия его функциональных проявлений. Последние являются результирующей функциональной способности и наличных условий внутренней среды, которые у различных животных оказываются резко различными. С этой точки зрения особую ценность приобретает то обстоятельство, что в одном и том же организме мы находим родственные и даже однородные элементы различной высоты эволюционного развития и можем изучать их в строго тождественных и вместе с тем физиологических условиях.

Приведенные примеры представляют лишь ничтожные обрывки той эволюционной физиологии, которая начинает постепенно создаваться. Недостаток времени и места не позволяет остановиться на разборе некоторых других, не менее интересных примеров. Но мне кажется, уже и этих достаточно для того, чтобы показать, что современная физиологическая мысль направлена на изучение физиологических явлений в эволюционном аспекте; что теория развития находит себе прекрасную почву в физиологическом материале и вместе с тем является не менее ценной путеводной линией для физиологии, чем для морфологии; что для проникновения в процессы функциональной эволюции данные обычного физиологического исследования дают не меньше, чем данные сравнительной физиологии и эмбриофизиологии; что только путем сопоставления данных всех трех рядов исследований возможно построение истинной эволюционной физиологии.



АКАДЕМИК И. П. ПАВЛОВ И ЕГО НАСЛЕДСТВО[1]

Я позволил себе взять слово, чтобы напомнить вам в общих чертах о личности ушедшего два года тому назад Ивана Петровича Павлова и сказать еще несколько слов о том, как мы сейчас развиваем и собираемся развивать дальше его научное наследие. Это является необходимым ввиду того, что после смерти Ивана Петровича станция осталась не вполне законченной, не вполне организованной. Естественно, было стремление со стороны всех сотрудников Ивана Петровича приложить старания к тому, чтобы наилучшим образом организовать эту станцию и наилучшим образом обеспечить дальнейшее развитие тех научных начинаний, которые оставил нам Иван Петрович.

Естественно, что при всякой реорганизации, в особенности когда уходит такой исключительный человек, каким был Иван Петрович, возникает много предположений относительно того, как лучше продолжать его дело. Это не очень простой вопрос. Конечно, каждому кажется, что он может представить наилучший план, наилучший способ разработки наследия, оставшегося от великого человека. Естественно, что планы и предположения отдельных людей скрещиваются, иногда совпадают, иногда расходятся, возникают различные мнения, различные течения, но в конце концов вырабатывается какое-то общее течение, к которому все примыкают и по которому все начинают дружно работать.

Мы в течение двух лет переживали этот реорганизационный период, период новых установок, которые, естественно, могли вызвать недовольство и ропот у отдельных товарищей и могли привести к тому, что в окружающих нас слоях населения нашего Союза могли возникнуть сомнения, правильна ли та линия, которая ведется, делается ли то, что нужно, не делается ли ошибок, не старается ли кто-то отойти от руководящей линии, не сходят ли с тех основных позиций, которые были продиктованы Иваном Петровичем, и не происходит ли затемнение идей Ивана Петровича чем-то чуждым.

Я хотел бы начать с воспоминаний об Иване Петровиче и остановиться на особенностях его личного характера и его научных установках.

Я захватил кратенькую автобиографию Ивана Петровича, т. е. жизнеописание, написанное им самим давно, в 1904 г., когда исполнилось 25 лет со дня окончания им курса Военно-медицинской академии. Ряд врачей выпуска Ивана Петровича решил составить общую книжечку, в которой каждый дал свое жизнеописание, так что все могли прочесть жизнеописание остальных товарищей по выпуску.

[1] Речь на траурном заседании, посвященном 2-й годовщине со дня кончины основателя Биологической станции академика И. П. Павлова, 27 февраля 1938 г. Природа, 1938, № 4.

В этом коротеньком жизнеописании, которое занимает всего две страницы, Иван Петрович дал несколько замечательных фраз, о которых стоит поговорить, в особенности ради молодых научных работников, еще только приступающих к работе. У нас таких начинающих научных работников здесь сейчас много, и эти слова Ивана Петровича, мне кажется, могут послужить путеводной нитью в их дальнейшей работе.

Вот какие моменты подчеркивает в своем жизнеописании Иван Петрович. Он пишет: «Родился я в Рязани в 1849 г., в семье священника. Среднее образование получил в местной духовной семинарии. Вспоминаю ее с благодарностью. У нас было несколько отличных учителей, а один из них — высокий, идеальный тип, священник Феофилакт Антонович Орлов. Вообще, в семинарии того времени (не знаю, что потом) было то, чего так недоставало печальной памяти толстовским гимназиям (и теперешним, кажется, тоже) — возможность следовать индивидуальным умственным влечениям. Можно было быть плохим по одному предмету и выдвигаться по другому — и это не только не угрожало вам какими-либо неприятностями до увольнения включительно, а даже привлекало к вам особенное внимание: не талант ли?».

Иван Петрович даже в преклонном возрасте сохранил чувство благодарности к той школе, которая его воспитала, и дал ей своеобразную оригинальную оценку. Он противопоставляет свою духовную семинарию казенной классической гимназии, в которой проводился принцип нивелирования, стрижки учеников под одну гребенку и предъявления равных требований ко всем. В школе, где учился Иван Петрович, он отмечает интересную черту — выделение тех, кто проявлял интерес к какому-либо предмету, какую-то индивидуальную черту. Именно уловить этот интерес у каждого мы ставим коренной задачей всей профессуры при подготовке молодых научных кадров. В ближайшие дни, не далее, как завтра, мне придется выступать на собрании молодых научных работников, где будет обсуждаться вопрос о способах и размерах подготовки научных кадров, мне придется коснуться вопроса, как готовить аспирантов, молодых научных работников, стричь ли их всех под одну гребенку или давать выход индивидуальным качествам отдельного человека. Иван Петрович здесь подчеркивает важность оценки и оттенения отдельных индивидуальных качеств, чтобы дать возможность таланту вырасти, а не заглохнуть под давлением равномерных, нивелирующих, сглаживающих требований, какого-то стандарта.

Что дальше интересного в этом жизнеописании? Иван Петрович пишет:

«Под влиянием литературы 60-х годов, в особенности Писарева, наши умственные интересы обратились в сторону естествознания и многие из нас — в числе этих и я — решили изучать в университете естественные науки. В 1870 г. я поступил в число студентов Петербургского университета, на Естественное отделение Физико-математического факультета».

Это интересный момент. В семинарии Ивана Петровича готовили к тому, чтобы он стал священником, чтобы он занялся вопросами религии а под влиянием литературы того времени происходит такая резкая перестановка, что бóльшая часть воспитанников духовной семинарии, в том числе Иван Петрович, стремится к изучению естествознания. Мы видим, что Иван Петрович правильно выбрал путь: он оказался настолько сильным, что, несмотря на стремление готовить его к какой-то определенной профессии, он пошел по той дороге, которую ему диктовали его воля, его разум, его оценка собственных сил. Это черта, характеризующая Ивана Петровича с самой лучшей стороны. Очевидно, в семинарии у него обра-

зовался определенный склад характера, который не позволил ему идти по случайно намеченному пути духовного образования, и мы видим, что в течение всей дальнейшей жизни Иван Петрович не только изучает естествознание, но и проводит от начала до конца строгую материалистическую линию и, в конце концов, завершает свою работу созданием грандиознейшего учения об условных рефлексах, ради которого и создана данная Биологическая станция.

Дальше Иван Петрович подчеркивает некоторые черты своей работы в университете:

«Это было время блестящего состояния факультета. Мы имели ряд профессоров с огромным научным авторитетом и выдающимся лекторским талантом. Я избрал главной специальностью физиологию животных и добавочной — химию. Огромное впечатление на всех нас, физиологов, производил проф. Илья Фаддеевич Цион. Мы были прямо поражены его мастерски простым изложением самых сложных физиологических вопросов и его поистине артистической способностью ставить опыты. Такой учитель не забывается всю жизнь. Под его руководством я делал мою первую физиологическую работу.

«Получив кандидата естественных наук, в 1875 г. поступил на 3-й курс Медико-хирургической академии, не с целью сделаться врачом, а с тем, чтобы впоследствии, имея степень доктора медицины, быть вправе занять Кафедру физиологии. Впрочем справедливость требует прибавить, что этот план представлялся тогда мечтой, потому что о собственном профессорстве думалось как о чем-то необычном, невероятном».

Вы помните, что позже в своем обращении к молодежи Иван Петрович подчеркивает два момента: с одной стороны, последовательность в работе, значит необходимость руководствоваться каким-то определенным планом и шаг за шагом строить свою работу, свою деятельность. Вы и видите этот момент: «Получив кандидата естественных наук и желая заняться физиологией», Иван Петрович поступает на Медицинский факультет, чтобы обеспечить лучшие условия занятия физиологией и возможность получения кафедры. Совершенно продуманная, планомерная работа! Но вместе с тем отмечается и вторая черта — скромность, и об этой скромности говорит следующее: «о собственном профессорстве думалось как о чем-то необычайном, невероятном».

Этот гениальный человек, который сумел покорить умы всего мира, в молодом возрасте, начиная свою карьеру, думал о профессорстве как о чем-то необычайном. А мало ли мы встречаем людей, которые, ничего еще не сделав, уже локтями выталкивают своих товарищей и соседей, чтобы обеспечить себе место в будущем? Таких примеров, к сожалению, попадается много! И пример Ивана Петровича может помочь при воспитании этих безудержных карьеристов.

«Переходя в академию, я должен был быть ассистентом у проф. Циона (читавшего также физиологию и в академии) на место собиравшегося за границу прежнего ассистента С. И. Чернова. Но произошла дикая история: талантливейший физиолог благодаря скверным влияниям был изгнан студентами из академии. Я пристроился потом как помощник у проф. К. Н. Устимовича, читавшего физиологию в тогдашнем Ветеринарном институте. По уходе его из института, кажется в 1878 г., я попал в лабораторию при клинике проф. Боткина, где пробыл многие годы, состоя по окончании курса в 1879 г. в Институте врачей для усовершенствования и потом по возвращении из 2-летней заграничной командировки вплоть до получения профессуры. Несмотря на нечто неблаго-

приятное, что было в этой лаборатории — главное, конечно, скудость средств, — я считаю время, здесь проведенное, очень полезным для моего научного будущего. Первое дело — полная самостоятельность и затем возможность вполне отдаться лабораторному делу (в клинике я не имел никаких обязанностей). Я работал тут, не разбирая: что мое, что чужое. По месяцам и годам весь мой лабораторный труд уходил на участие в работах других».

Вот опять важный момент! Иван Петрович по окончании курса получает положение, соответствующее теперешнему аспиранту, и вместе с тем идет не на официальную Кафедру физиологии, а в лабораторию при клинике и начинает работать в качестве руководителя. Это свидетельствует о многом. 1) Очевидно, Иван Петрович проявил себя настолько талантливым и знающим человеком, что ему поручили создание и руководство лабораторией при клинике. 2) Иван Петрович в течение трех лет сумел руководить работой целого ряда сотрудников Боткинской клиники и сделал так много, что удостоился получить заграничную командировку, а получить ее было не так легко. 3) Что особенно важно, так это его фраза: «Я работал тут, не разбирая: что мое, что чужое». К сожалению, у нас есть обратная тенденция, есть товарищи, которые тоже не любят разбирать, что мое, что чужое, но в обратном значении, т. е. требуют, чтобы их обслуживали, а сами не хотят что-либо сделать для другого. Этот момент чрезвычайно важен для воспитания молодых кадров. Мы сплошь и рядом наталкиваемся на различные типы научных работников. Когда пропускаешь сквозь свои руки большое количество питомцев (я лично пропустил несколько десятков молодых работников), то видишь, как разно люди относятся к делу. Есть люди, которые по примеру Ивана Петровича готовы весь свой труд, все свои силы отдать на то, чтобы обслужить других и принять участие в общей жизни лаборатории или учреждения, в которых они работают, в таком размере, с таким энтузиазмом, с таким азартом, что диву даешься, как этот человек может все свое отдавать в общий котел. Но попадаются и такие, которые сидят, сложа руки, и только требуют, чтобы их обслуживали. Старший должен обслуживать их, потому что он — руководитель, младший, потому что он — наемный работник, товарищи должны обслуживать из товарищеских чувств; если же требуют помощи от него, то он говорит: «Я занят, у меня важная работа, я не могу отойти». Что же является более правильным, более выгодным? Иван Петрович говорил, что в течение ряда лет он отдавал свои силы обслуживанию других. Какие же результаты он получил? Об этом говорит имя Ивана Петровича и та слава, которой он достиг. Вы видите, что, отдавая свои силы служению другим, он достиг таких результатов, каких не добился, может быть, ни один ученый в нашей стране. Это хороший пример для молодых научных работников.

«Но при этом постоянно имелась и личная выгода, — пишет дальше И. П., — я все более практиковался в физиологическом мышлении в широком смысле слова и в лабораторной технике. Ко всему этому — всегда интересные и поучительные (но, к сожалению, очень, очень редкие) беседы с Сергеем Петровичем Боткиным».

Это отдавание всех своих сил на обслуживание других представляет и личную выгоду, потому что человек на этом практиковался в физиологическом мышлении и не в каком-нибудь суженном физиологическом, а в широком смысле этого слова.

«Тут я сделал свою диссертацию о сердечных нервах; тут же, главным образом по возвращении из-за границы, я начал работы по пищеварению,

давшие мне впоследствии порядочную известность за границей. И то и другое было задумано мной совершенно самостоятельно».

Опять-таки черта, характеризующая Ивана Петровича. На протяжении 10 строк он два раза подчеркивает, что его интересовала самостоятельность в работе, возможность проявить свою собственную инициативу, а не работа по указке. Это же он подчеркнул выше, в рассказе о семинарии, где оценивали самостоятельность работы, работу в каком-нибудь определенном направлении. Это тоже поучительная фраза для молодых научных работников, многие из которых считают, что до того времени, пока не вписали им в план ту или иную тему, они не обязаны что-либо делать.

«Заграничное путешествие дорого было для меня главным образом тем, что познакомило меня с типом ученых работников, каковы Гейденгайн и Людвиг, всю жизнь, все радости и горе ее положивших в науке и ни в чем другом».

Иван Петрович из крупных работников выдвигает двух: Гейденгайна и Людвига, которые по своему складу очень близко подходят к Ивану Петровичу, которые всю жизнь, все радости и горе положили в науке и ни в чем другом.

«Вплоть до профессуры, в 1890 г., уже женатому и имевшему сына, в денежном отношении постоянно приходилось очень туго. Но благодаря товарищеской помощи во всяких видах и увлечению физиологией не скажу, чтобы это очень омрачало мою жизнь».

Человек был способен мириться со стесненным материальным положением, с тем, что семья существовала впроголодь, ради того, чтобы заниматься наукой, и в этих занятиях наукой находил утешение и нисколько не горевал о том, что жил впроголодь.

Мы видим много примеров этого в нашем Советском Союзе. Надо сказать, что наша научная молодежь резко отличается от молодых работников за границей. Мне приходилось бывать в лабораториях почти всех европейских стран и во многих американских, и везде я слышал одно и то же, а именно жалобы на то, что трудно набрать научных работников, что пока человеку не обеспечат ассистентского места с определенной ставкой, он не начинает работать; должна быть гарантия, что он будет материально обеспечен. А сколько мы знаем в нашей стране людей, которые идут работать, не думая о куске хлеба, да им о нем и не приходится думать, живут очень скромно, отдают все силы работе. Я должен сказать, что через мои руки прошли десятки таких людей, которые работали не ради заработка, а ради науки. В этом отношении я должен подчеркнуть, что наша страна может гордиться совершенно исключительным положением — нигде в мире мы не встречаем такого научного молодняка, и нигде его рост так не обеспечен, как у нас в стране! Далее Иван Петрович пишет:

«Наконец на 41-м году жизни я получил профессуру, получил собственную лабораторию и теперь даже не одно, а сразу два места: профессора фармакологии (впоследствии физиологии) в Военно-медицинской академии и заведующего Физиологическим отделом в Институте экспериментальной медицины. Таким образом вдруг оказались и достаточные средства, и широкая возможность делать в лаборатории, что хочешь. До этого — всегдашняя необходимость платить за всякое экспериментальное животное».

Обратите внимание — «платить за всякое экспериментальное животное» — за каждую кошку, за каждую собаку он должен был платить.

«При скудных денежных ресурсах вообще» это «давало-таки себя знать на размере лабораторной деятельности. Дальше потекла ровная жизнь, состоявшая из обычных лабораторных и семейных событий. Экстренное горе, продолжавшееся около целых 10 лет, причиняло только боевое положение, созданное в Медицинской академии ее покойным начальником».

«В заключение должен почесть мою жизнь счастливою, удавшеюся. Я получил высшее, что можно требовать от жизни, полное оправдание тех принципов, с которыми вступил в жизнь. Мечтал найти радость жизни в умственной работе, в науке — и нашел, и нахожу ее там. Искал в товарище жизни только хорошего человека — и нашел его в моей жене Саре Васильевне, урожденной Карчевской, терпеливо переносившей невзгоды нашего допрофессорского житья, всегда охранявшей мое научное стремление и оказавшейся столь же преданной на всю жизнь нашей семье, как я лаборатории. Отказался от практичности с ее хитрыми и не всегда безупречными приемами — и не только не вижу причины жалеть об этом, но это-то и составляет одну из утех моего настоящего.

«А подо всем — всегдашнее спасибо отцу с матерью, приучившим меня к простой, очень невзыскательной жизни и давшим возможность получить высшее образование».

В этих нескольких строчках представлен весь Иван Петрович. Вы так и видите и его страстное отношение к науке, и последовательность в работе, и скромность, и трудолюбие, и уважение к родителям и учителям, которые воспитали его и дали возможность выйти на дорогу, и известную боеспособность, готовность идти в бой с теми, кто действует против его принципов. Возьмите его отношение к начальнику академии! Несмотря на то, что тот занимал высокое место, Иван Петрович с ним боролся.

Лучше оценить Ивана Петровича, чем он оценил себя сам в этом скромном документе, нельзя, и поэтому я счел нужным познакомить с ним тех, кто его не читал.

Товарищи! Разрешите теперь перейти ко второй теме моего доклада, к вопросу о том, что нам оставил Иван Петрович здесь, в этой Биостанции, какие он ставил перед ней задачи и как мы эти задачи осуществляем.

Вы знаете, что на протяжении последних почти 35 лет Иван Петрович занимался исключительно изучением вопросов высшей нервной деятельности. Он старался всеми силами создать истинную физиологию головного мозга, понять действия, поступки животных и человека с точки зрения физиологии. Он чувствовал, что существует большой пробел в знаниях, что, доходя до высших проявлений деятельности человеческого организма и даже животных, иногда очень низко организованных животных, исследователи бросают естественнонаучный метод исследования и перебрасываются на психологический путь. И вот этой психологической трактовке явлений Иван Петрович и задал 35-летний бой. Это не значит, что он хотел отрицать существование субъективного мира у людей; это не значит, что он хотел уничтожить психологию. Он только говорил, что естествознание должно дойти до своего естественного конца, и если есть область явлений, которые по существу должны составлять физиологию, то физиологи должны создать эту главу физиологии. И Иван Петрович эту главу создал.

На протяжении 35 лет он не только сумел доказать правильность своей идеи, но и выполнил гигантскую работу, на основе которой была написана Иваном Петровичем целая книга, содержащая законы работы больших полушарий мозга.

Иван Петрович ограничил свою непосредственную работу сравнительно узким кругом явлений. Согласно его основному принципу работы, он брал какой-нибудь определенный участок работы на определенный отрезок времени и всецело концентрировал свое внимание на этом деле. И из всего учения о высшей нервной деятельности, о действиях и поступках людей и животных он выбрал сначала сравнительно узкий круг деятельности, условнорефлекторную деятельность собаки. Он выбрал одно животное, одну группу деятельностей — условные рефлексы, новую группу, им впервые вовлеченную как объект изучения, и, что особенно интересно, из всех возможных условных рефлексов собаки он выбрал очень узкую группу условных рефлексов слюнной железы. Это был вполне законный путь, свидетельствующий о строгой последовательности, о строгой систематичности Ивана Петровича. И, благодаря этой концентрации внимания, он разработал этот отдел как нельзя лучше.

Какие можно было сделать неправильные выводы и какой неправильный вывод иные и делали из этих действий Ивана Петровича? Неправильные выводы делали как недоброжелатели, так отчасти и доброжелатели. Недоброжелатели говорили: «Ну, что это за физиолог? 35 лет занимается одной слюнной железкой и дальше ее ничего не хочет знать!» Вот как понимали некоторые люди Ивана Петровича! А между тем на этой слюнной железке Иван Петрович выяснил основные законы деятельности головного мозга и открыл целый ряд правил, которых до него никто не представлял себе. Эти недоброжелатели хотели видеть нечто дурное как раз в том, что составляло гвоздь его работы, его истинную силу. А доброжелатели делали тоже неправильный вывод. Они понимали, что если Иван Петрович концентрировал свое внимание в течение 35 лет на исследовании слюнной железы, то он и интересовался только этим узким кругом явлений, а потому и другим надлежит заниматься только этим кругом. Никогда этого не думал Иван Петрович. Если прочесть его доклады и его работы, то станет ясно, что он выбрал слюнную железу как первый, наиболее удобный образчик, чтобы строить основные законы, а по существу, он имел в виду самый широкий охват высшей нервной деятельности и самое широкое внедрение тех находок, которые он сделал. Изучение слюнной железы он положил в основу оценки всего поведения животного, и своим примером Иван Петрович показал, как постепенно от изучения условного рефлекса слюнной железы у собаки он начал переключаться на изучение некоторых двигательных рефлексов, как от пищевых рефлексов перешел к оборонительным, как стал интересоваться высшей нервной деятельностью обезьяны, как внимательно исследовал, что делается при изучении высшей нервной деятельности целого ряда животных, как постепенно переключился на человека, как стал ходить в клинику изучать больных людей и пытался применить то, что получил в лаборатории, к истолкованию того, что получил в клинике, изучая болезненные процессы. Он наметил задачу качественной оценки нервной системы собаки. Установив, что существуют разные типы нервной системы, он вздумал разрешить труднейший вопрос биологии и поставил задачу выяснить, что является наследуемым и что не является, что передается по наследству и что должно возникать только в личной жизни, благодаря тем условиям, в которых растет и развивается данный организм, благодаря влиянию всей окружающей среды.

Этот грандиозный биологический вопрос поставил перед собой Иван Петрович и ради него построил здесь эту станцию. Он задумал разрешить этот кардинальнейший вопрос о наследовании основных черт нервной

системы, о возможности путем генетического отбора формировать нервный склад животных по своему усмотрению, а это имеет и большое практическое значение.

Вы видите, какие грандиозные задачи он поставил перед собой, занимаясь изучением только рефлексов слюнной железы.

Теперь, когда мы потеряли Ивана Петровича и должны продолжать его работу, мы все должны понять нашу роль. Должны ли мы держаться тех узких рамок, в которых он работал на первых этапах своего большого плана, или же должны обеспечить полный охват этой большой проблемы и обеспечить все те направления, все линии, которые он предуказал и наметил.

Мне, как человеку, на которого выпала трудная задача продолжать работу Ивана Петровича, кажется правильным второй путь. Мы не можем навсегда ограничиться именно тем частным примером, на котором вел разработку Иван Петрович. Это не значит, что мы должны отказаться от этого раздела, что считаем его неважным, ненужным; наоборот, мы его ценим, мы должны извлечь из этого еще не вполне изученного объекта все, что возможно, но должны обеспечить развитие этой проблемы во всем ее объеме, для того чтобы ни один противник не мог сказать, что дело Ивана Петровича есть один маленький вопрос — изучение слюнной железы. Мы должны выявить все возможности, которые заложены в учении Ивана Петровича, и обеспечить изучение всех сторон этой большой проблемы. И это является причиной того, что мы сейчас начинаем и проводим здесь определенную реорганизационную работу, что к основной первоначальной лаборатории, созданной Иваном Петровичем, мы прибавляем целый ряд новых подразделений, новых лабораторий, которые, однако, все должны направить свою работу в сторону изучения высшей нервной деятельности.

В чем заключается расширение круга работ? Если Иван Петрович ограничил свою работу собакой и обезьяной, причем взял только человекообразную обезьяну, то мы делаем попытку охватить целый ряд животных организмов с целью сравнительно-физиологического изучения и выяснения вопроса, как постепенно усложняются формы нервной деятельности до тех пор, пока не доберемся до человека. Ведь одна из больших задач, поставленных Иваном Петровичем, заключалась в том, чтобы выяснить, как некоторые по наследству закрепленные формы поведения сменяются новыми и новыми формами, приобретаемыми в течение личной жизни. Мы знаем, что весь животный мир может быть разделен на несколько групп. У некоторых развитие закончено, так что все ресурсы нервной системы исчерпаны; им приходится выполнять только ту деятельность, которая является наследственно фиксированной. Должна произойти сложная перестройка организма, чтобы что-нибудь изменилось; иначе из поколения в поколение все организмы данного вида делают одно и то же. Мы имеем это у насекомых. Они представляют большой интерес, потому что вы видите у них чистую и вместе с тем доведенную до крайней степени совершенства наследственную форму поведения. Наследственная форма сидит и у нас, она не исчезла. Те формы поведения, которыми отличались наши предки, жившие миллионы лет тому назад, все в нас гнездятся и при определенных условиях выплывают на сцену. Мы должны их знать. А чтобы хорошо понять их, мы должны вести изучение врожденных форм поведения в наиболее чистом виде.

Есть другие классы животных, у которых постепенно к этой врожденной деятельности начинают прибавляться формы поведения, которые выра-

батываются в течение личной жизни у каждого данного экземпляра. При этом в каждом данном экземпляре происходит известный конфликт: приобретенная деятельность должна вытеснять врожденную.

Интересную группу животных представляют собой птицы, у которых в равной мере жизненно важными являются и наследственно фиксированные формы поведения, и формы поведения, приобретаемые в течение личной жизни. Ввиду такой полной равноценности этих двух групп явлений мы и имеем возможность очень хорошо изучить процесс перехода одних форм в другие и постоянную их смену и борьбу.

Когда мы обращаемся к млекопитающим, особенно к высоко организованным, то мы видим, что наследственные формы оказываются задушенными теми новыми формами, которые мы приобретаем в течение личной жизни. Значит, тот метод условных рефлексов, который создал Иван Петрович, является наиболее благоприятным для изучения высших форм поведения именно млекопитающих.

Что же мы сделали? Мы стараемся на территории этой Биологической станции, устроенной Иваном Петровичем, провести параллельное изучение этих трех основных групп животных. Мы пытаемся создать при помощи проф. Малышева небольшую лабораторию по изучению высшей нервной деятельности насекомых. Кстати сказать, это — область, которой Иван Петрович сильно интересовался. Он всегда с большим увлечением рассказывал о работах Фабра, знаменитого исследователя в этой области. Мы обеспечиваем возможность изучения врожденных форм поведения на тех объектах, где эти формы поведения являются наиболее четко выраженными и незатемненными другими. Затем берем птиц, у которых имеется равновесие между этими двумя формами поведения, где особенно легко следить за постепенными переходами, за сменами одной формы другой, и изучаем широкий ряд млекопитающих (от грызунов до человека), на которых можно проследить постепенное усложнение высшей нервной деятельности.

Что мы хотим сделать? Пропасть между собакой и шимпанзе хотим заполнить тем, что будем вести изучение на низших формах обезьян. Дальше мы хотим приблизить к этой Биологической станции изучение человека. Мы хотим перенести сюда психиатрическую и нервную клиники, чтобы те, кто работают на обезьянах, собаках, птицах, сделали объектом изучения не только собаку и обезьяну, но и самого человека, а работающие у нас клиницисты сами были участниками экспериментальной работы.

Одним из наиболее важных пунктов в работах Ивана Петровича является указание, что когда человеческий мозг оказывается подвергнутым тем или иным вредным влияниям, оказывается заболевшим, как например у целого ряда душевнобольных, то вы видите выявление тех форм поведения, которые у нормального человека являются закрытыми, затушеванными. Если мы воображаем, что мы, уйдя далеко в своем развитии, потеряли те черты, которые характеризовали наших отдаленных предков — полуобезьян, то это ошибка: в каждом из нас продолжает сидеть эта полуобезьяна, и в каждом из нас остаются, а при определенных состояниях — опьянения, отравления, заболевания — проявляются такие черты, которые неприсущи нормальному человеку. Весьма важно то обстоятельство, что многое из наблюдаемого в клинике является выползанием на свет старых форм поведения, которые у нормального человека не уничтожились, а являются лишь скрытыми, заторможенными со стороны высших проявлений его нервной деятельности.

Из этого вытекает дальнейшее следствие — изучение клиники нервных болезней и клиники психиатрической является для Биологической станции абсолютно необходимым, потому что понять правильно нормальную деятельность человеческого организма, человеческой нервной системы нельзя, если не проследить тех болезненных форм, которые дают возможность вскрыть историю развития человеческого мозга, человеческих нервных отношений.

Это и является причиной того, что мы поставили перед Наркомздравом вопрос о создании здесь нервной и психиатрической клиник и о концентрации в этой Биологической станции всех этапов работы, начиная с работ над насекомыми и до человека — больного и здорового.

Теперь еще один важный момент. Мы хорошо знаем, что вся история развития, которую проделал животный мир на протяжении многих миллиардов лет, прежде чем развились такие высоко организованные формы, как, с одной стороны, современные насекомые, с другой — приматы и человек, вся эта история в сокращенном виде и быстрыми темпами проходит при развитии каждого отдельного организма, и каждый из нас в период от момента зачатия до полного созревания очень быстрыми темпами проделывает всю историю развития животных организмов. Следовательно, если мы хотим составить себе представление о том, как развивалась наша нервная система и каким образом она достигла такого совершенства, что обеспечивает возможность научного творчества, возможность музыкального творчества, то мы можем это сделать или путем сравнительного изучения, о котором мы говорили, или путем изучения развития каждой отдельной функции от момента зачатия до момента полного созревания.

Это обстоятельство и вынудило нас перенести из Ленинграда Отдел эволюционной физиологии, который был организован мной в ВИЭМ и основной задачей которого является изучение развития той или иной функции. Мы только сделали известный переход. Если, находясь в Ленинграде, мы свободно выбирали ту или иную функцию, то теперь мы ставим перед этим отделом специальную задачу — сконцентрировать все внимание на истории развития нервной системы, на изучении постепенной смены примитивных форм деятельности все более и более усложняющимися и при этом иметь в виду основную цель, которую ставил Иван Петрович — изучение того, как влияют на формирование нервного склада наследственные черты и те условия, в которых развивался организм. Мы ставим перед собой задачу проводить изучение развития животных в различных условиях температуры, влажности среды, действия различных физических факторов, создавать, таким образом, определенные отступления от нормального развития и наблюдать, как это отражается на окончательном складе нервной системы.

Во всем том, что мы сейчас здесь затеваем, во всех тех новых стремлениях и новых начинаниях, которые мы вводим, все направлено к единой цели — охватить проблему, намеченную Иваном Петровичем во всей полноте. Тут нет ничего такого, что расходилось бы с основными установками Ивана Петровича, а, наоборот, есть только стремление дать максимальные возможности для развития идей Ивана Петровича и использовать его учение как базу для создания новой научной биологии. Я считаю, что это наш долг, потому что если мы этого не сделаем, то идеи Ивана Петровича окажутся распыленными, вся программа будет по частям проделана в различных пунктах мира, ее будут делать чужие за границей, а мы оста-

немся в стороне, как люди, неспособные сделать из учения нашего учителя те серьезные научные выводы, которых это учение заслуживает.

После этого разъяснения я еще раз обращаюсь ко всем товарищам, работающим здесь, на Биологической станции, и ко всем товарищам, работающим в городских лабораториях, с просьбой ясно представить себе этот большой, общий план развития научного наследия Ивана Петровича и приложить все свои силы, чтобы это учение развилось и чтобы был создан не только материальный памятник, который уже дало нам наше правительство в виде Биостанции, но и нерукотворный памятник Ивану Петровичу в виде большого научного дела, которое явится завершением начинаний Ивана Петровича и оправданием расходов, понесенных нашей родиной.



ХОД РАЗВИТИЯ РАБОТ В ОБЛАСТИ ИЗУЧЕНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ФИЗИОЛОГИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ И НА БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ им. акад. И. П. ПАВЛОВА[1]

По ряду причин данный доклад будет носить скорее информационный характер, чем характер научного сообщения, освещающего какие-нибудь достижения.

На меня пала трудная задача работать в тех учреждениях, которые оставил Иван Петрович, и я должен был, с одной стороны, обеспечить, согласно указанию правительства, наилучшие условия для работы целого ряда сотрудников, оставшихся после Ивана Петровича; с другой стороны, я должен сам развить научное наследие Ивана Петровича. После больших колебаний я на это рискнул, счел себя обязанным это сделать.

Естественно, что такое руководство несколькими громадными учреждениями, оставшимися от Ивана Петровича, при сохранении руководства теми учреждениями, в которых я работал раньше, потребовало большой реорганизационной работы. Эта работа была связана еще с необходимостью достроить ту большую Биологическую станцию, которую начал организовывать Иван Петрович в Колтушах, но которая, однако, ко дню его смерти не была закончена.

Реорганизационная работа протекала в нескольких направлениях: нужно было перебросить учреждения из Москвы в Ленинград, в Ленинграде переводить лаборатории из одних учреждений в другие, переводить людей, которым трудно было такие передвижки претерпевать. Это было связано с ломкой плана учреждений, которые попали в реорганизационную полосу.

Эта реорганизационная работа требовала, кроме того, составления какого-то определенного плана работ, который отвечал бы интересам развития научного наследия Ивана Петровича, который соответствовал бы тем основным идеям, которые Иван Петрович оставил нам, и соответствовал бы по своему объему и размаху историческому ходу развития советской науки, тому размаху, который мы переживаем сейчас.

Эта реорганизационная работа была связана с образованием двух больших новых коллективов за счет двух других. Был коллектив Ивана Петровича, был коллектив моих работников. Эти два коллектива нужно было соединить и разбить территориально для Академии наук и для ВИЭМ.

Нужно было добиться, чтобы эти смешанные коллективы превратились в нечто единое, целое, чтобы представители двух групп поняли друг друга, поняли интересы дела и обеспечили возможность синтеза всех тех течений,

---

[1] Доклад на 3-м совещании по физиологическим проблемам, посвященном памяти И. П. Павлова, 4 марта 1938 г. (Ленинград). В кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.

которые остались нам от Ивана Петровича, и тех, которые развивались нами параллельно.

Само собой понятно, что такая работа чрезвычайно ответственна и чрезвычайно трудна, и нельзя рассчитывать на слишком быстрый и слишком легкий ход ее развития.

Это, конечно, не значит, что хоть кто-нибудь из состава коллективов без каких-либо уважительных причин оставался без дела. Наоборот, я должен отметить, что как представители коллектива, оставшегося от Ивана Петровича, так и представители моего коллектива непрерывно прилагали и прилагают все старания к тому, чтобы работа шла по возможности организованно, чтобы получили развитие исследования, достойные памяти Ивана Петровича. Но все-таки определенные внешние трудности и сложность самого предмета ведут к тому, что на некоторых участках, может быть, темпы недостаточно быстры и, что особенно важно, многие части работы еще не становятся настолько очевидными, чтобы быть понятыми всеми окружающими.

Это, естественно, создает у некоторых тревогу; этим пользуются некоторые люди для того, чтобы сознательно подчеркивать данный момент и, я бы сказал, даже пытаться мешать работе, проводя и распространяя среди научных кругов свои соображения относительно того, что работа-де не клеится, работа не идет, работа не налаживается, что умышленно, быть может, ее затемняют, задерживают. Таким образом, создаются некоторые помехи, некоторая порча настроений, которые мешают объединению большого количества работников и действительному созданию единого мощного коллектива. Конечно, эти затруднения очень мало должны смущать и очень мало смущают меня. Они должны мало смущать и моих серьезных товарищей. Те, кто верит в дело, и те, кто знает, что такое настоящая работа, не должны такими мелочами смущаться, должны продолжать свое дело так, как они считают нужным его вести. Но это не снимает с меня обязанности и желания все-таки информировать о ходе работы наши широкие физиологические круги, для того чтобы всем было ясно, что делается, для чего делается и какие от этого могут быть результаты. Эту цель я и преследую сегодня в своем кратком сообщении.

В чем выразилась наша организационная работа? Она выразилась прежде всего в организации Физиологического института Академии наук.

Этот Институт возник благодаря объединению Института высшей нервной деятельности, которым руководил Иван Петрович, и недавно организованной мной и моими товарищами Лаборатории физиологии животных Академии наук в Москве. После перевода московской лаборатории в Ленинград и открытия здесь биохимической и гистологической лабораторий, намеченных еще Иваном Петровичем, получился здесь тот мощный институт, в котором вы сейчас находитесь и который может быть всем желающим демонстрирован во всех деталях, с освещением всех подробностей плана работ каждого отделения.

Второе большое учреждение возникло в виде Биологической станции в Колтушах, куда в дополнение к первоначальной лаборатории И. П. Павлова переведены из Ленинградского филиала ВИЭМ состоявший в моем заведовании Отдел эволюционной физиологии и часть Физиологического отдела, которым ранее ведал Иван Петрович, именно лаборатории Е. А. Ганике и М. К. Петровой, наконец, переведена фармакологическая лаборатория, оставшаяся от В. В. Савича и руководимая А. И. Кузнецовым.

Кроме того, организационно с Биологической станцией связаны психиатрическая клиника Ивана Петровича, возглавляемая проф. А. Г. Ивановым-Смоленским, и лаборатории бывшей нервной клиники, руководимые Ф. П. Майоровым и А. М. Петрунькиной. Сам проф. С. Н. Давиденков перешел в состав Колтушской станции.

Таким образом, в результате всех этих перестановок получилось два мощных коллектива, насчитывающих около 120 научных работников, не считая административного, обслуживающего и технического персонала.

Само собой понятно, что составление единого плана работ при такой сложности и конгломератности учреждений, которая получилась в Биологической станции, да и в Академии наук, обеспечение рабочими местами, темами и известным научным направлением всего этого большого коллектива представляет собой сложное и трудное дело. Требуются и время, и определенная последовательность, и постепенность. Нельзя бросать начатые темы, нельзя ликвидировать затянувшиеся работы без объяснения и без достаточных причин. Идет чрезвычайно громоздкий и трудный процесс постепенного завершения старых, начатых тем параллельно с постепенным переключением работников на новую тематику. В каждом учреждении идет создание таких научных планов, чтобы все учреждение целиком работало как единое целое, а не как конгломерат.

В настоящее время, по истечении двух лет со дня смерти Ивана Петровича, нам почти удалось достигнуть того, что оба учреждения выполняют довольно монолитный план и направляют свои усилия на то, чтобы в основном разработать всесторонне проблемы, оставшиеся нам от Ивана Петровича.

Как я себе представляю, и как работающий со мной коллектив, по крайней мере в лице большинства участников, представляет себе развитие этого научного наследия Ивана Петровича? Во главу угла, конечно, мы ставим разработку учения об условных рефлексах, вернее — изучение высшей нервной деятельности в самом широком объеме этого понятия. В основу метода работы мы кладем метод Ивана Петровича, т. е. объективное изучение высшей нервной деятельности методом условных рефлексов. Как мы это дальше понимаем? Считаем ли мы себя обязанными ограничиться изучением слюнных рефлексов или нет? Конечно, нет. В ряде докладов, заслушанных здесь вчера и позавчера, все сотрудники Ивана Петровича, где бы они ни работали (а работают они еще в целом ряде других учреждений), подчеркивали, что использование одной слюнной железы не может дать нам полного понимания предмета, что это был определенный этап работы, когда Иван Петрович все свое внимание сосредоточивал на изучении слюнных рефлексов, что сам Иван Петрович не только рекомендовал, но в некоторых случаях и применял переход на двигательную методику наряду с методикой слюнной.

Само собой понятно, что во многих случаях или слюнная или двигательная методика оказывается неприменимой. Во многих случаях сопоставление данных той и другой дает правильные основания для выводов. Дальше понятно, что исследование двигательной рефлекторной деятельности представляет собой не только использование нового объекта, а само по себе ставит ряд новых, очень ответственных и важных задач, которые обязательно должны быть включены в план изучения высшей нервной деятельности, если мы хотим подобраться к тем сложным формам поведения, которые отличают человека от животного.

Я позволю себе напомнить те сложные переустановки и перестройки координационных механизмов, которые обнаруживаются в самой мипи-

мальной степени у животных, по крайней мере у служивших объектами изучения для Ивана Петровича, которые постепенно, по мере повышения их по зоологической лестнице, становятся все более и более выраженными и сложными и которые в конце концов у человека приводят к возможности полной перестройки всей моторики и к созданию таких форм двигательной деятельности, как игра на музыкальных инструментах, письмо, выполнение тех или иных трудовых процессов и, наконец, наиболее сложный с моторной точки зрения, наиболее важный с биологической и социальной точек зрения акт — речевой акт.

Но ясно, что в основу изучения этих сложных перестроек моторных деятельностей должен быть положен в основном тот же принцип, который был введен Иваном Петровичем, принцип образования временных связей, принцип смены уже существующих, безусловных, врожденных связей новыми приобретенными связями, принцип образования сложных цепей и комплексов из врожденных и приобретенных актов. Следовательно, все то, что Ивану Петровичу удалось установить при пользовании слюнной методикой, и все то, что свидетельствовало о возможности образования временных связей между новыми афферентными показаниями и определенными формами предуготованных деятельностей, должно быть использовано для того, чтобы выяснить возможность образования новых временных связей внутри моторной системы, т. е. между проприоцептивным аппаратом двигательного прибора и различными другими афферентными системами.

Вот это одна из больших проблем, которая перед нами стоит и которую мы должны будем развивать на протяжении ближайшей работы.

Само собой понятно, что изучать этот сложный процесс усложнения и переработки двигательных актов возможно только на основе тщательного изучения «истинной физиологии» больших полушарий, которую дал Иван Петрович, и притом возможно только при условии полного, всестороннего эволюционного охвата предмета. Нельзя этот процесс понять, если иметь перед глазами один объект исследования и если изучать один какой-нибудь определенный возраст.

Все эти обстоятельства вынудили нас прежде всего принять при постройке планов как одного, так и другого учреждения эволюционную базу. Эта эволюционная база опять-таки была намечена и частично принята к осуществлению Иваном Петровичем Павловым. Мы ее только расширили в значительной степени. Как вы знаете, исходя из своего учения о типах нервной системы, Иван Петрович поставил себе задачу создать экспериментальную генетику высшей нервной деятельности, т. е. попытаться выяснить, в какой мере типовые особенности нервной системы определяются наследственными факторами, в какой мере возможно путем искусственного отбора и скрещивания создать по своему произволу нужные типы нервной системы. Эту задачу Иван Петрович себе поставил и начал ее осуществлять. Эта задача и осуществляется сейчас и будет осуществляться в дальнейшем Биологической станцией. Вам понятно, что эта проблема даст первые ощутимые результаты через 10—12 лет в силу того, что работа предпринята Иваном Петровичем на собаках и должна базироваться на изучении условных рефлексов. У собак оценка типа нервной системы производится по тестам, предложенным Иваном Петровичем. Составление полной характеристики типа каждой отдельной собаки, каждого отдельного производителя и каждого потомка требует около года времени. Собака для своего полного полового созревания требует около 3 лет. Следовательно, для того чтобы получить несколько поколений и путем опреде-

ленных скрещиваний создать по своему произволу нужное потомство, требуется 10—12 лет. Это, конечно, нас не должно ни в коей мере устрашать, эта работа делается, но естественным является стремление расширить свой материал в этом отношении таким образом, чтобы иметь возможность получить скорее хотя бы предварительные результаты на других объектах. Во всякой генетической работе нужно стремиться выбирать такие объекты, которые дают смену поколений через возможно короткие сроки.

Вот мы и ставим себе задачу использовать, кроме собак, ряд других представителей животного царства, для того чтобы, исходя из тех же идей учения о высшей нервной деятельности, провести генетические исследования, но в более короткий срок. Это требует от нас разработки таких приемов исследования, которые позволили бы основные законы высшей нервной деятельности по тому же объективному павловскому методу разработать на других животных, получить критерии для оценки типовых особенностей нервной системы и основных свойств нервной системы новых объектов по соответственным показателям, потому что те, которые дал Иван Петрович для собак, на других представителях животного царства, при других формах деятельности могут оказаться неприменимыми. Вот, следовательно, ряд больших задач, которые перед нами стоят: отыскание новых форм и приемов для изучения высшей нервной деятельности объективным путем у различных представителей животного царства, изучение основных свойств и типовых особенностей их нервной системы, разработка тестов и производство генетических исследований. В этом отношении особенного внимания заслуживают исследования Е. А. Ганике, который изучает высшую нервную деятельность мышей по разработанной им весьма совершенной методике.

Но работа по экспериментальной генетике высшей нервной деятельности может быть расширена еще и в другом направлении. Мы поставили себе в план создание таких условий, при которых путем физических воздействий на организм животных в определенные стадии его развития (а такие воздействия уже сейчас имеются в руках исследователей) можно бы было влиять на высшую нервную деятельность. Дальше можно будет сопоставить эти воздействия с теми эффектами в отношении высшей нервной деятельности, которые при этом возникнут или могут возникнуть.

Как я уже отмечал в прошлогоднем докладе, изолированное генетическое изучение не может повести к хорошим результатам. Наряду с генетическими моментами должны быть изучены влияния окружающей среды, влияние условий воспитания, и мы, продолжая в этом отношении работу Ивана Петровича, сейчас включили в план изучение влияния внешних факторов на склад нервной системы. Но дальше возникает еще вопрос, в какой мере эти типовые особенности зависят от внутренних условий в организме. В этом отношении мы наметили себе систематическую разработку тех вопросов, которые, как мы могли убедиться на протекающем сейчас совещании, занимают внимание целого ряда сотрудников Ивана Петровича. Мы слышали здесь несколько сообщений со стороны товарищей в направлении изучения влияния эндокринных факторов. Эта проблема зависимости свойств нервной системы и хода высшей нервной деятельности от различных эндокринных моментов составляет одну из больших проблем, которая охвачена нами очень широко как в Академии наук, так и на Биологической станции.

При этом мы ставим себе задачу, совершенно независимо от того, разрабатывается этот вопрос кем-нибудь другим или нет, всю работу во

всем ее объеме включить в наш план для того, чтобы иметь однородный сравнимый материал. В этом направлении несколько исследований ведется уже сейчас.

При изучении этой истинной физиологии высшей нервной деятельности речь идет не только об изучении течения корковых процессов, которые составляют основной фундамент. Ивану Петровичу все время приходилось разрешать еще вопрос о взаимодействии коры и подкорковых аппаратов. Даже в отношении элементарных функций нервной системы мы не можем с уверенностью сказать, какая именно часть процесса разыгрывается непосредственно в коре и какая часть разыгрывается в подкорковых центрах. Даже относительно самого образования временной связи, образования условных рефлексов до сих пор остается открытым вопрос, где происходит замыкание.

П. С. Купалов представил прекрасный анализ большого фактического материала, который направлен на то, чтобы разрешить этот вопрос — в коре или в подкорковых центрах происходит это замыкание. Однако вопрос все-таки до настоящего времени остается открытым.

Само собой понятно, что этот вопрос должен занимать всякого, кто изучает высшую нервную деятельность, и должен занимать еще по той причине, что где бы ни происходили эти замыкания, во всяком случае между корой как основной носительницей приобретенных деятельностей и подкорковыми образованиями как морфологической сложной базой врожденных деятельностей существует постоянное взаимодействие, которое выражается в форме борьбы приобретенных деятельностей с деятельностями врожденными. Идет постепенное вытеснение врожденных деятельностей приобретенными. С другой стороны, идет определенное противодействие со стороны врожденных деятельностей деятельностям приобретенным. Эти конфликты разыгрываются на каждом шагу и остаются в значительной силе даже у совершенно нормальных и вполне высокоразвитых человеческих индивидуумов, приобретая то большее, то меньшее значение.

Мы видим у человека моменты, когда приобретенная корковая деятельность почти всецело подавляет врожденные деятельности, и видим моменты, когда эти врожденные деятельности воскресают в такой мере, что начинают подавлять корковую деятельность. Как у нормальных людей при определенных условиях, так в особенности у людей с больной нервной системой эти явления пробуждения и выплывания на передний план врожденных деятельностей бывают иногда настолько резко выражены, что дают повод для специального изучения, для создания специальной номенклатуры.

Как можно эту картину понять, как можно ее в достаточной мере оценить и правильно подойти к пониманию человеческой патологии, если не проследить эволюцию взаимоотношений между подкорковыми и корковыми деятельностями, иначе говоря, между врожденными и приобретенными деятельностями, если не проследить ее во всей широте эволюционного подхода!

Расширяя Физиологический институт и Биологическую станцию, мы и наметили, а отчасти и осуществили создание ряда лабораторий, в которых была бы дана возможность эти основные формы нервной деятельности изучить в наиболее чистом виде и в условиях их постепенного взаимодействия и наслаивания. Поэтому мы совершенно сознательно, не случайно, а по определенному плану остановились на следующих объектах: мы пытаемся сейчас создать на Биостанции лабораторию по изучению

высшей нервной деятельности насекомых. Этот объект представляет интерес для нас ввиду того, что насекомые, как известно, представляют собой на филетической линии, к которой они принадлежат, почти наивысший этап развития; в смысле истории своего развития, в смысле достижения предела эти животные обогнали нас с вами и имеют нервную систему, которая в смысле использования потенциальных возможностей уже дошла до крайней степени.

Вместе с тем все это использование шло по линии утилизации и применения врожденных форм поведения. Хотя у некоторых насекомых (например, у пчел) доказана возможность выработки условных рефлексов (В. В. Алпатов), однако до сих пор нет никаких доказательств возможности смены врожденных форм поведения приобретенными. Все возможные перестройки идут только по линии извращения, исключения, замены, уничтожения тех или иных инстинктивных форм поведения, но никоим образом не по линии вытеснения их новыми приобретенными реакциями. Следовательно, тут дается материал, который позволяет различные врожденные формы поведения изучать в наиболее чистом, совершенном виде. На этих объектах можно проследить вопрос о зависимости тех или иных форм поведения, тех или иных форм высшей нервной деятельности от определенных генетических или физиологических моментов. В работе приняли участие крупные специалисты: С. И. Малышев, Р. А. Мазинг, Б. А. Оксенов и др.

Г. А. Васильев организовал на Биологической станции орнитологическую лабораторию, в которой изучается высшая нервная деятельность ряда птиц. Какой интерес представляет это? Зачем нужно было завести орнитологическую лабораторию или, как вульгарно выражаются некоторые, «Васильевский птичник»? Этот «Васильевский птичник» представляет собой исключительный интерес, потому что птицы составляют группу животных, у которых чрезвычайно уравновешены две формы поведения, две формы деятельности — врожденная и приобретенная. В жизни птиц они в равной мере играют роль как в раннем, так и в позднем возрасте, и тут можно видеть эту постоянную борьбу врожденных и приобретенных форм поведения в более отчетливой форме, чем это имеет место у других классов.

Целый ряд основных деятельностей птиц представляет собой врожденные деятельности. Они переслаиваются с приобретенными. Васильев очень картинно показал, как у птенцовых птиц в первые дни после вылупления выявляются определенные врожденные деятельности, а затем они переслаиваются приобретенными, как они друг с другом борются. Этот процесс совершенно укладывается в рамки тех положений, которые дал Иван Петрович. При помощи учения об условных рефлексах, так подробно изученных Иваном Петровичем у собак, удается расшифровать моменты, возникающие при наблюдениях только что вылупившихся птиц.

Дальше мы переходим к млекопитающим, у которых можно найти ряд переходных форм со все больше усложняющейся ролью приобретенных деятельностей, вплоть до тех наиболее высоких и сложных форм приобретенной деятельности, к которым Иван Петрович только искал подступы, но не успел вплотную подойти.

В наш план входит параллельное изучение различных представителей млекопитающих с целью прослеживания все усложняющихся в эволюционном процессе условнорефлекторных отношений и координационных возможностей. Завершающими звеньями являются шимпанзе и человек, нормальный и больной.

Работа Физиологического института направлена преимущественно на то, чтобы установить известные зависимости между характером нервной деятельности и типом нервной системы данного изучаемого объекта, с одной стороны, и его соматическими особенностями — с другой.

Само собой понятно, что этого рода работы тоже требуют для своего осуществления определенной последовательности, определенной постепенности и определенного умения. Очень трудно достигнуть всего сразу, потому что те, кто привык в течение десятков лет работать по условным рефлексам, не настолько владеют другими физиологическими методами, чтобы ими пользоваться, а те, кто работал в обычных областях физиологии, незнакомы с методом условных рефлексов. И сейчас происходит постепенное переплетение тематики и включение работников одной группы в исследования другого типа с целью установления определенной связи между физиологией высшей нервной деятельности и остальной большой соматической физиологией.

Эти работы начались успешно, и я совершенно уверен, что в ближайшем будущем мы сумеем по основным вопросам представить более богатый фактический материал, чем это сделали в нынешнем году.

Мою информацию я должен закончить тем, что мы стремимся сейчас клинику, которая так интересовала Ивана Петровича, более тесно и более прочно связать с нами. В настоящее время поставлен вопрос о постройке нервной и психиатрической клиник в Колтушах при Биостанции с тем, чтобы клинические и лабораторные работники, находясь на одной территории в непосредственном соседстве, в непосредственной близости, имели возможность делиться опытом и сообща разрабатывать эту большую проблему как на лабораторном, так и на клиническом материале.

Свое краткое информационное сообщение я счел нужным сделать для того, чтобы вы могли сами судить о том, в какой мере «брошено» наследие Ивана Петровича и в какой мере оно, наоборот, поддерживается и культивируется.

Вот вы судите сами на основании моего краткого сообщения и на основании ряда докладов, которые были сделаны и будут сделаны дальше сотрудниками руководимых мной лабораторий.

Я считаю нужным об этом говорить потому, что подавляющее большинство присутствующих здесь является прямыми или косвенными учениками и наследниками Ивана Петровича и должны быть в курсе всего того, что делается. Совещания, которые мы устраиваем, не являются парадами и не должны являться парадами, а являются собраниями, на которых ученики Ивана Петровича, рассеянные по нашему Союзу, работающие в разных участках нашего Союза, имеют возможность отчитываться друг перед другом, критиковать друг друга и таким образом помогать друг другу в осуществлении единой общей задачи.

На ваш суд и на вашу критику я и представляю тот план работы, который сейчас намечен и развертывается в руководимых мной учреждениях.



ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ [1]

Для всякого естествоиспытателя имя Дарвина является той путеводной звездой, которая облегчает работу, обеспечивает успех в ней и вызывает восторг, энтузиазм и желание влить свои силы, свой труд в разработку тех величайших идей, которые были даны Дарвином.

К сожалению, в течение 80 лет, истекших со времени выхода в свет замечательного произведения Дарвина, его идеи относительно мало преломлялись в физиологии и изучение физиологии шло несколько оторванно от общих установок Дарвина. Тем не менее надо признать, что самое возникновение экспериментальной физиологии в том виде, как мы ее сейчас понимаем и как мы ее сейчас имеем, обязано именно тем идеям, которые были высказаны Дарвином, самое возникновение экспериментальной физиологии должно рассматриваться как одно из проявлений дарвинизма. Если я говорю о некотором отрыве, то только в том смысле, что до последнего времени изучение физиологических проблем, разработка отдельных вопросов экспериментальной физиологии носили сравнительно случайный характер или направлялись интересами практических наук — медицины и сельского хозяйства и в значительной степени личными вкусами исследователей. Изучение обширнейших областей физиологии носило несколько разрозненный характер и ограничивалось преимущественно определенными, строго ограниченными формами животного царства, которые приобрели даже название «обычных лабораторных животных».

Только сравнительно недавно приняла значительные размеры сравнительная физиология. Между тем для всякого ясно, что тот исторический путь, который был указан Дарвином, путь изучения органического мира в его историческом развитии, путь рассмотрения всего органического мира как какого-то определенного этапа развития должен быть руководящим и для физиологического исследования, как он является в настоящее время руководящим для исследования морфологического.

Отрыв физиологии от эволюционной теории оказался настолько значительным, что у многих морфологов сложилось представление, будто путь эволюционный и путь морфологический — одно и то же и что физиология должна строго руководствоваться теми указаниями, которые дает морфология. Между тем совершенно законно предположение, что эволюционный путь является в равной мере как морфологическим, так и физиологическим, что как морфология, так и физиология вправе претендовать на эволюционный подход к изучению тех или иных вопросов, что эволюционный путь оказывается одинаково плодотворным как для

---

[1] Доклад на пленарном заседании Ленинградского общества естествоиспытателей 7 декабря 1939 г., посвященном 80-летию выхода в свет произведения Ч. Дарвина «Происхождение видов». Арх. биол. наук, т. 61, в. 1, 1941.

той, так и для другой дисциплины. Мало того, может быть, в отдельных случаях физиологическое исследование лучше укажет самый ход эволюционного процесса, чем это может сделать морфология, т. е. некоторые затруднения в морфологическом исследовании найдут себе определенный выход при исследовании физиологическом.

Эти соображения я сейчас высказываю не для того, чтобы в какой-нибудь мере подорвать значение морфологического исследования для физиологии, а, наоборот, чтобы показать, что оба эти метода исследования — морфологический и физиологический, — руководствуясь историческим, эволюционным путем исследования, совместно могут дать такую картину развития органического мира, которая будет отражать действительный ход его развития. С этой точки зрения, конечно, является чрезвычайно важной попытка физиологов последнего времени, в частности и в нашей стране, в своих исследованиях иметь всегда в виду эволюционную теорию, пользоваться ею как руководящей и пытаться каждый отдельный физиологический процесс изучать не как нечто стационарно существующее, раз навсегда данное, а как определенный этап развития.

Эта же мысль требует признания второго положения, что и на данном этапе развития мы не должны и не можем иметь дело с функциями, в одинаковой мере сложившимися, в одинаковой мере достигшими какого-то уровня развития, а должны признать сосуществование в природе и даже внутри одного организма функций, находящихся на различных уровнях продвижения в эволюции. Животный и растительный мир показывает нам одновременное сосуществование в природе морфологических форм, представляющих собой различные этапы развития.

Это второе положение является в высшей степени важным именно потому, что если мы ограничимся только признанием хода исторического развития и будем рассматривать существующие ныне функции как универсальные и достигшие определенного уровня развития, то это затормозит наши исследования. Мы тогда с трудом представим себе, как произошла данная функция, какие ей предстоят перспективы дальнейшего развития. Между тем, если мы признаем существование различной степени функционального продвижения в процессе эволюции функций, мы можем в существующем животном мире отыскать такие сопоставления, которые дадут нам возможность представить себе исторический ход развития той или иной функции и нарисовать картину этого развития.

Само собой понятно, что этот сравнительно-физиологический метод исследования в значительной мере должен пополняться и пополняется изучением развития функций в онтогенезе у отдельных представителей различных видов, различных классов животных.

Но особенно важно то, что, даже изучая взрослый организм какого-то определенного вида, мы, как оказывается, имеем возможность внутри этого организма найти родственных представителей, представителей одной и той же ткани, находящихся на различных ступенях развития и представляющих собой различные этапы исторического хода изменений в изучаемой деятельности. Таким образом, сравнительно-физиологический метод может быть перенесен внутрь одного организма, и внутри одного организма возможно сравнительно-физиологическое изучение.

Это обстоятельство в значительной степени дополняется тем, что и онтогенез не ограничивается ранними этапами развития, а даже взрослый организм, достигший как будто полнейшей зрелости, все-таки претерпевает еще дальнейшие изменения функций. Как в процессе реституции

отдельных тканей, восстанавливающихся после отмирания старых элементов, так в особенности в процессе реституции после того или иного нарушения регуляторной системы обнаруживается та же последовательность в развитии функций, которая имеет место в ранних стадиях онтогенеза и может быть выведена из сравнительно-физиологических данных.

Вот те основные предпосылки, которые нужно иметь в виду для того, чтобы при разборе громаднейшего материала физиологических исследований, которым мы располагаем в настоящее время и который будем еще накапливать в будущем, находить правильные пути для оценки явлений и для сопоставления их друг с другом в интересах создания правильных теоретических выводов.

Я позволю себе иллюстрировать сказанное несколькими примерами и, конечно, главным образом теми примерами, которые связаны с моей личной работой и с работой руководимых мной научных коллективов. Я сопоставлю данные наших исследований с данными других научных работников и других коллективов и постараюсь обрисовать ход развития некоторых функциональных отношений, как он нам сейчас представляется, постараюсь показать, в какой мере тот путь, о котором я сейчас вам докладывал, помогает нам разобраться в существующих фактах и обеспечивает правильное продвижение в дальнейших экспериментальных исследованиях.

Я начну с наиболее сложных отношений. Возьмем высшую нервную деятельность, которую с таким исключительным успехом разрабатывал здесь в Ленинграде мой покойный учитель Иван Петрович Павлов. Хорошо известно, что на протяжении последних 33 лет своей жизни И. П. Павлов всецело ушел в изучение так называемых условных рефлексов. Все свои силы, все силы огромного коллектива работников, связавших с ним свою судьбу, Павлов направил на то, чтобы разрабатывать одну определенную область физиологии — условные рефлексы. Сейчас, после смерти И. П. Павлова, объединенный коллектив сотрудников Павлова и моих направил свои усилия на то, чтобы созданное И. П. Павловым дело не только не заглохло, но было бы развито и разработано во всем том объеме, которого это учение заслуживает.

Но в чем же основной интерес этого учения для нас именно сейчас, в тот момент, когда мы празднуем 80-летие со дня выхода в свет «Происхождения видов»? Этот интерес именно в том, что учение И. П. Павлова является насквозь эволюционным учением. Оно все, от начала до конца, представляет собой картину диалектического развития событий в нервной системе, картину, которая помогает нам разобраться во всей сложной истории эволюции функций нервной системы.

И. П. Павлов в своих исследованиях исходил из давно известного факта, имеющего уже более чем тысячелетнюю давность, факта, что при одном виде пищи или при разговоре о пище, при одной мысли о пище может начаться работа слюнных желез. Достаточно подумать о кислом или о вкусном, чтобы потекла слюна. Факт этот упоминался древними авторами (Аристотель), и о нем знали тысячелетиями. Но этот давно известный факт не являлся предметом систематического, настойчивого изучения до Павлова. Ивану Петровичу принадлежит заслуга превращения этого факта не только в объект исследования, но и в метод для изучения физиологии высшей нервной деятельности, физиологической основы психологии человека. На этом примере я и хочу остановиться более подробно.

Как вы знаете, Павлов истолковал факт так называемого психического отделения слюны, т. е. отделения слюны при виде пищи, при разговоре и мысли о пище, как группу рефлекторных актов, при которых раздражителями являются различные побочные свойства пищевых веществ. Обычно было принято считать за начало пищеварительного процесса то время, когда пища поступает в ротовую полость и отсюда рефлекторно вызывает отделение пищевых соков. Однако оказалось, что могут действовать раздражители на другие рецепторные органы и вызывать отделение этих же соков. Все дело сводится к роковому совпадению раздражителей во времени, в силу невозможности ввести пищу в ротовую полость так, чтобы при этом не были вовлечены в процесс рецепторы зрительные, обонятельные, слуховые и т. д. Целая группа рецепторов неизбежно вовлекается в раздражение при акте еды.

И вот Павлов представил себе дело так, что это совпадение во времени раздражителей различного порядка, из которых одни являются индифферентными, а другие связаны с врожденными, наследственно фиксированными формами реакции пищеварительного тракта, является причиной возникновения новых рефлекторных актов. Иван Петрович представил себе дело таким образом, что на существующие рефлексы, на существующие врожденные реакции организма наслаиваются в индивидуальной жизни организма новые, приобретенные, рефлекторные реакции, возникающие в силу совпадения во времени индифферентных раздражителей с раздражителями, вызывающими врожденные рефлексы.

Таким образом, он привлек к истолкованию этих явлений давно известный в биологии факт, что реакции организма могут быть врожденными и приобретенными. Но Иван Петрович дал правильное направление и указал определенные пути возникновения этих приобретенных форм реакций. Он показал, что приобретенные реакции, которые он назвал впоследствии условными рефлексами, представляют собой наслоение над существовавшими ранее врожденными, наследственно фиксированными рефлексами и что основной механизм заключается в том, что во времени совпадают раздражитель, дотоле индифферентный, и раздражитель безусловный, органически связанный уже с деятельностью того или иного органа.

Это предположение Павлов проверил двумя путями. С одной стороны, согласно его указаниям была проверена возможность обнаружения натуральных условных рефлексов у животных, которые были поставлены в такие условия роста и развития, при которых определенная категория пищевых раздражителей никогда не попадала в пищеварительный тракт животного и не имела к организму никакого отношения. Попросту говоря, новорожденные щенки были поставлены на чистый молочно-хлебный режим, так что в течение первых 7—8 месяцев жизни щенки никогда не видели и не получали мяса или мясных продуктов. При этих условиях оказалось, что если на восьмом месяце сделать собакам слюнные фистулы и произвести у них поддразнивание молоком или молочными продуктами, хлебом или хлебными продуктами, то получается обыкновенный условный рефлекс. Уже одного вида, звука, связанного с дачей этих родов пищи, достаточно, чтобы вызвать рефлекс. Но если этому животному показывать мясо или различные мясные продукты (мясной порошок, сушеное мясо), то эти раздражители слюноотделения не вызывают. Достаточно, однако, 2 или 3 раза съесть животному мясной продукт, чтобы появился условный рефлекс: вид и запах мяса начинают вызывать слюноотделение.

Таким образом, экспериментально была доказана правильность предположения И. П. Павлова, что так называемое психическое или условнорефлекторное слюноотделение представляет собой надстройку, возникшую в индивидуальной жизни в результате совпадения вида, запаха и других побочных свойств пищевых раздражителей с процессом раздражения слизистой оболочки рта.

Другой способ доказательства заключался в том, что брали раздражитель, никакого отношения не имеющий к пищевым продуктам, и сочетали во времени с актом еды. И, как вы знаете, И. П. Павлову и его сотрудникам удалось показать, что любое раздражение (имеющее, конечно, для себя подходящий рецептор в организме животного) может быть превращено в возбудитель условной слюнной секреции, если только это раздражение будет повторно совпадать во времени с актом еды, т. е. с безусловным пищевым рефлексом.

Таким образом, двумя путями была доказана правильность того предположения, что так называемое психическое отделение есть условнорефлекторная надстройка, индивидуальная, приобретенная в личной жизни, надстроенная над врожденными рефлексами, над рефлексами, наследственно полученными данным организмом от его предков.

Вместе с тем был вскрыт механизм возникновения приобретенных реакций. Явилась возможность экспериментального воспроизведения в неограниченном числе новых рефлекторных реакций. И. П. Павлов сразу же встал на ту точку зрения, что изучение этих искусственно выработанных рефлексов может дать для понимания физиологии нервной системы больше, чем изучение всей той массы врожденных рефлексов, которые имеются у животного в готовом виде и которые всегда составляли предмет физиологического анализа.

И. П. Павлов, не будучи формально ни марксистом, ни диалектиком, считая себя даже механистом в науке, совершенно правильно оценил то обстоятельство, что изучение рефлекторных актов в процессе их возникновения, создание новых рефлексов и выяснение путей, по которым эти рефлексы возникают и видоизменяются в течение дальнейшей жизни, вскрывает картину возникновения рефлекторных актов вообще.

И вот это-то обстоятельство и является для нас сегодня особенно важным. Нельзя не сознаться, что внимание Ивана Петровича было направлено в другую сторону. Его интересовала динамика возникновения условнорефлекторных реакций и динамика видоизменения реакций с точки зрения построения такой физиологической науки, которая явилась бы базой для понимания человеческой психологии. Но сам он очень хорошо оценивал и биологическое значение своих работ. Для биолога важно, что он вскрыл механизм возникновения приобретенных форм поведения и сделал их объектом своего изучения.

Что же нам дает это изучение условнорефлекторной деятельности? Мы видим прежде всего, что вновь образовавшиеся реакции носят временный характер, что они не являются чем-то стационарным, а постоянно претерпевают изменения, которые заставили Ивана Петровича охарактеризовать эти вновь образовавшиеся в нервной системе связи как «временные связи». Иван Петрович употреблял почти как синонимы «условнорефлекторная деятельность» и «временная связь», в то время как связи врожденные характеризовались как связи постоянные, раз навсегда данные и не претерпевающие каких-нибудь существенных длительных изменений в процессе жизни данного вида. Условнорефлекторная деятельность была характеризована как существующая временно, до тех пор, пока создавшие

ее совпадения раздражителей повторяются, пока имеет место сигнальный характер условных раздражителей для какого-нибудь существенно важного врожденного акта. А как только эти совпадения прекращаются, связь явлений нарушается. Иван Петрович обнаружил угасание условных рефлексов.

Затем Иван Петрович обнаружил чрезвычайную подвижность условнорефлекторных актов. В то время как для врожденных рефлекторных реакций характерной является определенная стабильность, определенная строгая зависимость от условий их осуществления, условнорефлекторные реакции оказались чрезвычайно подвижными. Оказалось возможным у представителей одного и того же вида выработать различные условные рефлексы на один и тот же раздражитель и одни и те же рефлекторные деятельности вызывать самыми разнообразными раздражителями. Оказалось возможным получать на слабые раздражители сильные эффекты, на сильные раздражители — слабые эффекты. Оказалось возможным тормозить условнорефлекторную деятельность путем других, побочных раздражителей.

Иван Петрович обнаружил чрезвычайно сложную картину взаимоотношений между раздражителями и возникающими под их влиянием эффектами. Это дало Ивану Петровичу право говорить о пластичности тех отделов больших полушарий головного мозга, при посредстве которых осуществляются условнорефлекторные реакции, говорить о чрезвычайной изменчивости, чрезвычайной подвижности условных рефлексов, основанной на борьбе двух основных физиологических процессов, давно уже известных в физиологии. А если в основе этих приобретенных реакций лежат те же физиологические процессы возбуждения и торможения, которыми занималась старая физиология нервной системы, то в руках Ивана Петровича оказался материал, который позволил этими двумя процессами манипулировать и орудовать по своему произволу. В то время как работник, изучающий врожденные рефлекторные акты, может только констатировать случаи того или иного проявления борьбы возбуждения и торможения, работники по условным рефлексам имеют возможность дать этим процессам определенное направление. Нервная система будет производить те комплексы деятельностей, которые наметит экспериментатор. Речь идет об изменчивости явлений, находящихся в руках исследователя и обладающих почти неограниченной подвижностью.

Вот те законы, которые были выявлены Иваном Петровичем при экспериментальном воспроизведении новых индивидуальных реакций. В результате изучения сложных процессов взаимоотношения торможения и возбуждения Иван Петрович прежде всего выявил факт постоянной борьбы между реакциями вновь возникающими и реакциями врожденными, между реакциями вновь приобретенными и ранее приобретенными, потому что если можно над безусловной деятельностью надстраивать новые условные рефлексы, то можно наслаивать условные рефлексы на условные же. Можно выработать условный рефлекс и поставить его в новые условия, при которых создается конфликт между старым и новым раздражителем, и неизбежно явится либо вытеснение новой реакции старой, либо возникновение новой рефлекторной реакции взамен старой.

В учении об условных рефлексах можно найти ряд примеров того, как в результате создания новых условий, в результате предъявления новых и новых требований постоянно создаются конфликты между от-

носительно старыми и относительно новыми формами поведения, между относительно старыми и относительно новыми рефлекторными актами, в одних случаях — внутри группы приобретенных реакций, в других случаях — между группой приобретенных реакций и реакциями врожденными, наследственно передаваемыми. И это обстоятельство является прекрасным ключом к пониманию тех сложных взаимоотношений, которые мы видим в обыденной жизни, оценивая поведение человека или животного, а в особенности в клинике при оценке отдельных патологических состояний у больных.

Учение об условных рефлексах позволило нашим крупнейшим клиницистам-невропатологам разобраться в сложнейших картинах нарушения функций при повреждениях центральной нервной системы и истолковать их как результат снятия тормозных влияний, которые оказывают новые, приобретенные формы поведения на реакции врожденные, фиксированные наследственно, являющиеся отголосками деятельностей, накапливавшихся в течение миллионов лет существования наших предков. И мы сейчас стоим перед фактом чрезвычайно углубленного анализа как со стороны неврологов, так и со стороны психиатров различных форм поведения человека и животных именно с этой эволюционной точки зрения. Мы имеем возможность понять, как в процессе исторического развития организмов постепенно возникали сравнительно простые формы реакций, как над этими простыми формами реакций надстраивались более поздние формы реакции, как эти более поздние формы тормозили реакции ранние, как они постепенно их как будто вытесняли, как сами они в свою очередь уступали место новым формам взаимоотношений организма с окружающим миром. При развале этой сложной системы мы убеждаемся, что почти все то, что было сформировано в течение многомиллионной жизни организмов, является сохраненным в организме даже такого высокоорганизованного существа, как человек. И у человека мы имеем отголоски тех форм поведения и тех реакций, которые имели место и имели биологическое значение тогда, когда сотни миллионов лет назад они обеспечивали сохранение индивидуума. Сейчас они представляются чем-то уродливым и непонятным, однако они могут быть поняты при том условии, если мы представим себе весь исторический ход развития, если путем послойного снятия различных отделов нервной системы будем изучать остающиеся отношения в чистом виде.

Этот принцип легко может быть обнаружен при изучении центральной нервной системы, когда мы имеем резко выраженную границу между врожденными древними формами поведения и надстроившимися над ними молодыми индивидуальными формами, когда мы имеем точное представление о тех отделах центральной нервной системы, которые являются материальной и морфологической базой для возникновения новых, условных, и старых, безусловных, реакций, когда мы имеем возможность анатомически расчленить их либо с помощью нашего экспериментаторского ножа, либо путем применения различных ядов, либо путем использования естественного эксперимента, который возникает при патологических разрушениях, ведет к отграничению индивидуальных форм поведения от врожденных и помогает понять их сложные взаимоотношения. Но этот же процесс можно вскрыть и в целом ряде других физиологических отправлений, в отношении которых до недавнего времени считали, что такой путь трактовки является недоступным, или об этом пути попросту не думали.

Я позволю себе на ряде примеров показать, что ход эволюции функций идет всегда с участием этого момента борьбы. Идет какой-то прогрессивный процесс, который ведет к возникновению новых форм деятельности. Эти новые формы деятельности обычно оказываются в конфликте со старыми формами деятельности которые уже отжили свой век. И в любой функции любого органа мы можем вскрыть этот антагонизм. В процессе совершенствования функции идет не окончательное вытеснение и не окончательное уничтожение старых функциональных отношений, а угнетение их, затормаживание новыми формами, как бы упрятывание старых отношений в какой-то недоступный внешнему наблюдению склад.

При условии, когда новые функциональные отношения оказываются нарушенными, вы видите появление таких непонятных на первый взгляд форм деятельности, которые представляют собой воспроизведение исторически отжитых периодов.

Такие отношения мы имеем, например, и в деятельности простого периферического нервно-мышечного прибора. Мы наталкиваемся на ряд явлений, которые заставляют нас утверждать, что внутри каждой группы сократительных тканей (гладкая мускулатура, сердечная мышца) мы имеем дело с представителями мышечных сократительных элементов, известным образом опередивших друг друга или отставших друг от друга в историческом процессе развития. Мы находим в самой скелетной мускулатуре целый ряд разновидностей мышечной ткани, которые морфологически отличаются друг от друга некоторыми относительно незначительными признаками, но значительно отличаются друг от друга по своим функциональным свойствам.

Оказывается, что, сопоставляя, сравнивая эти отдельные виды мышечных волокон, мы можем представить их себе не как нечто случайное, обособившееся друг от друга, а как результат превращения одних мышечных элементов в другие, как результат совершенствования, функционального усложнения и усложнения взаимоотношений этих сократительных элементов как с окружающей их химической средой, так и с тем иннервационным аппаратом, который регулирует их деятельность.

Мы прослеживаем, как сократительные элементы (будь то гладкие мышцы, сердечные мышцы или скелетные мышцы) в процессе их эволюционного развития обнаруживают внутри каждой группы, а может быть, и между группами определенную смену функциональных отношений и определенную смену зависимости от регулирующих приборов. Мы видим, что на самом раннем этапе эволюционного развития сократительные элементы представляют собой элементы, не зависимые от нервной системы, находящиеся в полнейшей зависимости от окружающей среды, подчиняющиеся всем тем влияниям, которые эта среда на них оказывает. Затем мы находим стадию, когда взаимоотношения данной ткани с окружающей химической средой принимают упорядоченный характер: наступает либо автоматически обусловленная ритмика, либо периодическая смена работы и покоя, либо упорные тонические сокращения, длящиеся часами, сутками.

Но постепенно надстраивается нервный прибор. И вот эта связь сократительных элементов с нервным прибором проходит определенный путь. Прежде всего обнаруживается возникновение своеобразных отношений между нервным прибором и сократительными элементами, взаимоотношений, которые сводятся к тому, что врастающие нервные элементы начинают регулировать отношение сократительной ткани к дей-

ствующим на нее агентам. На всех представителях гладкой мускулатуры и на всех представителях сердечной мускулатуры и (как оказывается на основании сравнительно-физиологических исследований) на многих примерах мышечной ткани у примитивных форм животных мы видим, что всегда работа сократительных органов и тканей осуществляется автоматически, под влиянием местной химической среды, а со стороны иннервирующего нервного прибора происходит только регуляция автоматизма и регуляция автоматической работы, вызванной химическими раздражителями. Эта регуляция состоит в изменении либо скорости протекания химических процессов, либо интенсивности их, либо в изменении основных физических свойств ткани. И вот за счет этих моментов, возникающих порознь или вместе, осуществляется регуляция, направленная в сторону усиления или ослабления, учащения или замедления тех сократительных реакций, которые автоматически протекают под влиянием химических условий внешней среды.

Но по мере того как сократительная ткань в своем процессе развития усложняется и совершенствуется, мы обнаруживаем, что некоторые из этих регулирующих нервных приборов приобретают новые свойства. Именно: обычно те нервные приборы, которые в своей регуляторной стадии носят не возбуждающий, не усиливающий, а тормозящий, ослабляющий деятельность характер, постепенно все больше и больше углубляют свое тормозящее влияние и, в конце концов, приводят ткань к тому, что она перестает реагировать на окружающую химическую среду или в значительной степени ограничивается в своей способности реагировать на внешнюю среду. В конце концов, мы видим полное подавление автоматизма, полное исключение возможности реагировать на окружающую среду. Сократительные ткани организма, отдельные представители мышечной ткани все больше и больше освобождаются от влияния местной среды. Вместе с тем тот самый нерв, который сначала только проявлял регулирующее влияние, который потом стал противником автоматизма и который выключил возможность реакции организма на окружающую среду, начинает передавать импульсы нового характера, и мы получаем тот иннервационный аппарат, который, по предложению того же И. П. Павлова, мы называем «функциональным» нервным прибором.

Как вы знаете, Иван Петрович еще в 1920 г. на основании своих многолетних наблюдений высказал утверждение, что нужно признать троякого рода влияния со стороны нервной системы. Во-первых, влияние через сосудосуживающие и сосудорасширяющие нервы, которые, регулируя приток крови к тканям, тем самым регулируют их питание и косвенно влияют на состояние тканей и их деятельность. Во-вторых, трофические влияния через группу нервных приборов, которые непосредственно регулируют интимные взаимоотношения между тканями и обеспечивают бóльшую или меньшую легкость проникновения питательных материалов в ткани и отдачу продуктов отброса в окружающую среду. Эту группу нервов Иван Петрович отождествлял с теми аппаратами, которые регулируют автоматически протекающие функции органов. С его точки зрения, трофическая иннервация является и иннервацией, регулирующей основные функциональные свойства тканей.

Мне и моим сотрудникам удалось доказать правильность этого представления Ивана Петровича. На примере почти всех без исключения органов нашего организма, как сократительных, так и нервных, центральных и периферических приборов мы показали, что действительно существуют нервные волокна, основная задача которых заключается в регу-

ляции интимных проявлений обмена между тканями и окружающей средой и в регуляции основных функциональных свойств тканей.

К третьей группе, названной «функциональные нервы», Павлов относил нервы, которые дают толчок к осуществлению функции. Как оказывается, мы в нашем организме имеем очень ограниченные случаи таких функциональных или пусковых нервов. Только большинство скелетных мышц и очень немногие железы обладают такими пусковыми нервами, а в подавляющем большинстве органов мы имеем дело только с нервами, регулирующими обмен, которые должны быть характеризованы по классификации Ивана Петровича термином «трофические нервы». Я со своей стороны предложил для них название «адаптационно-трофические нервы», желая показать, что они регулируют не только питание, но и основные функциональные свойства, дают возможность тканям приспособиться к тем или иным условиям существования и реагировать с большей или меньшей интенсивностью на влияния окружающей среды.

В случае скелетной мускулатуры мы со всей отчетливостью можем убедиться, что идет процесс постоянного усложнения иннервационных отношений. Мы имеем в скелетной мускулатуре наиболее развитых представителей мышечных волокон, обладающих уже пусковым нервным прибором в виде моторных клеток и волокон. Скелетные мышцы позвоночных животных не работают иначе, как под влиянием центральной нервной системы, под влиянием импульсов, передающихся через соматические нервы. Но оказывается, что через несколько дней после перерезки моторного нерва скелетная мышца приобретает способность отвечать медленными сокращениями на раздражения чувствительных нервов, тех нервов, которые несут импульсы к центральной нервной системе. И это псевдомоторное или тономоторное действие связано с антидромным, обратным проведением по нерву и с возникновением на периферии таких химических агентов, которые являются раздражителями скелетной мышцы на ранних эмбриональных этапах ее индивидуального развития и на ранних этапах филогенетического развития. И вот взрослая мышца высокоразвитого организма приобретает способность реагировать на эти раздражения при выключении моторных нервов. Следовательно, моторный нерв является нервом не только пускового значения, но и нервом, который подавил мышечный автоматизм, подавил реакцию на химические раздражители и всецело подчинил мышцу своему влиянию. Достаточно этот моторный нерв выключить, чтобы мышца вернулась к старым функциональным отношениям и начала себя вести так, как ведут себя эмбриональная мышца или локомоторные мышцы низших животных.

Это обстоятельство является исключительно важным. Когда мы сопоставляем эту картину с той, которая имеет место в мышце сердца, то мы видим, что там имеется автоматическая деятельность, имеется двойной иннервационный аппарат — возбуждающий и тормозной, который регулирует в положительную и отрицательную сторону автоматическую деятельность, но нет пускового механизма. Оценивая явления, как они разыгрались в истории развития скелетной мускулатуры, мы можем сделать предположение, что если исторический путь будет идти так же, как до сих пор, то когда-нибудь, может быть, сердечная мышца приобретет пусковой механизм, ее автоматизм заменится подчинением центральной нервной системе.

Как это ни странно может показаться на первый взгляд, но нужно себе представить, что таким пусковым нервом сделается не симпатический нерв, который сейчас усиливает сердечную деятельность, а блуж-

дающий нерв, который тормозит ее. Такова история скелетной мышцы, и такова должна быть, вероятно, история сердечной мышцы. Конечно, пока это грубая фантазия, но она имеет некоторые основания. У лягушки есть органы, которые перегнали кровяное сердце, — именно лимфатические сердца. Это четыре ритмически работающие органа, причем координированно работают правые и левые сердца, но между двумя сторонами может быть расхождение. Мышцы, из которых построены лимфатические сердца, приобрели характер поперечной исчерченности, далеко уйдя от сердечной мускулатуры. Автоматизм их центральный, обусловленный парасимпатическими волокнами, проходящими вместе с симпатическими.

Возьмите наш дыхательный прибор. Мы имеем опять-таки автоматическую деятельность, осуществляющуюся поперечнополосатыми мышцами; такими же мышцами, как мышцы, производящие локомоторную деятельность. В значительной степени даже одни и те же мышцы участвуют в дыхательном и локомоторном акте. В локомоторном акте они являются подчиненными спорадическим влияниям нервной системы, а в дыхательной функции являются мышцами, выполняющими строго ритмическую деятельность, обусловленную центральным автоматизмом.

Следовательно, вы можете себе представить картину такого усложнения процесса: регулирующий адаптационно-трофический нерв, пройдя через стадию тормозного влияния, превращается в нерв пусковой, упраздняет периферический автоматизм и заменяет его центральным, а затем на нем надстраивается рефлекторный акт. Центральный автоматический прибор становится подчиненным афферентному нервному аппарату.

Таким образом, вы видите ход постепенного усложнения иннервационных отношений, носящий характер выключения старых функциональных отношений и надстройки новых. На любом этапе развития мы имеем возможность разрушить существующие аппараты и воскресить те более ранние стадии развития, которые были скрыты в ходе развития.

Спрашивается, как идет этот процесс? Под влиянием чего складываются эти отношения? Если мы обратимся к вопросам высшей нервной деятельности, то тут мы находим чрезвычайно интересные данные. Мы имеем примеры, которые позволяют нам вскрыть механизмы, если не обусловливающие ход развития, то во всяком случае его каким-то образом регулирующие. Я в начале своего доклада позволил себе остановить ваше внимание на том обстоятельстве, что по мере возникновения условнорефлекторной деятельности мы обнаруживаем конфликт между вновь образовавшимися условными рефлексами и старыми условными же или безусловными рефлексами и обнаруживаем случаи вытеснения старых рефлекторных отношений в интересах вновь возникающих, условных. Вот эти взаимоотношения чрезвычайно отчетливо, чрезвычайно резко обнаруживаются при изучении высшей нервной деятельности птиц.

Один из бывших учеников Ивана Петровича, ныне работающий со мной Г. А. Васильев, имел возможность при изучении рефлекторной деятельности птенцовых птиц показать, как один и тот же звуковой раздражитель, являющийся на первых этапах развития возбудителем врожденных рефлексов, может пройти через стадию торможения и превратиться затем в условный раздражитель. Он вызывал безусловный рефлекс, потом терял свое действие и мог вступить в новую, уже условную, связь с той же реакцией. Следовательно, для одной и той же реакции один и тот же раздражитель может играть в одни этапы жизни роль

возбудителя врожденной деятельности, а затем превратиться в возбудителя приобретенной деятельности. Но сначала он должен себя затормозить, чтобы затем на фоне своего собственного торможения воскреснуть и принять новые формы. Следовательно, то, что мы обычно истолковываем как конфликт между различными раздражителями, принимает здесь характер конфликта раздражителя с самим собой.

Любопытно проследить эту картину смены форм поведения у птиц. Можно обнаружить чрезвычайно интересные взаимоотношения между ходом развития функциональных отношений в нервной системе и эндокринным и иннервационным приборами. Это изучение только началось, оно находится в самом начальном этапе своего развития, но и сейчас уже можно указать чрезвычайно интересный факт, что путем выключения щитовидных желез вы можете остановить процесс этого эволюционирования, этого дальнейшего совершенствования нервной системы. В зависимости от того, на каком этапе развития вы выключили щитовидную железу, вы получаете стационарное состояние, остановку развития на этом уровне. И вы можете у одного и того же вида получить различных представителей, которые будут давать картину нервной деятельности, соответствующую отдельным этапам онтогенетического развития. Таким образом, вы можете получить отдельные ступени усложнения деятельности нервной системы, которые соответствуют различным этапам развития. Это чрезвычайно важный факт, который позволяет нам историю развития функций поставить в связь с историей вмешательства различных химических, эндокринных регуляторных приборов и таким образом проникнуть в глубь самого механизма, обусловившего эту смену деятельностей.

Теперь спрашивается, действительно ли тот путь развития функциональных отношений, о котором я говорил сейчас, является общим правилом? Я его вкратце обрисовал в отношении скелетной мышцы. Но оказывается, что совершенно ту же картину мы наблюдаем и на секреторных приборах, и на сложных гладкомышечных органах нашего пищеварительного тракта. И что особенно интересно, мы имеем возможность путем сопоставления картин, которые дает нам сравнительная физиология, путем изучения развития функций в эмбриогенезе и путем экспериментальной поломки отдельных регуляторных приборов и изучения их реституции у взрослых организмов получить одни и те же картины хода эволюции функций.

Чрезвычайно интересные данные обнаруживают железы пищеварительного канала. В этом направлении у нас имеется материал нашей лаборатории, имеется прекрасный материал, полученный в Москве в лаборатории проф. И. П. Разенкова, имеется материал иностранных лабораторий. Все эти данные, в совокупности взятые, позволяют нам сейчас набросать такой порядок развития функций пищеварительного тракта. Мы видим, например, внутри одного и того же высокоразвитого организма млекопитающего сосуществование желез, находящихся на различном уровне исторического развития. Так, железы, которые работают исключительно под влиянием местных условий среды, а именно кишечные железы млекопитающих, в том числе и человека, действуют исключительно под влиянием раздражителей, непосредственно действующих на данный отрезок кишки. Другие железы (поджелудочная железа) регулируются гуморальным и нервным механизмами. Мы видим желудочные железы, в которых резко превалирует нервный механизм над гуморальным, но гуморальный механизм еще имеется; затем слюнную железу,

у которой гуморальный механизм сведен почти на нет. Но если вы перережете иннервационный прибор, удалите нервы, вызывающие рефлекторную деятельность слюнных желез, вы получите непрерывную секрецию, так называемую паралитическую секрецию, которая сближает эти железы с теми, которые находятся в глубоких отделах пищеварительного тракта. В процессе того, как регенерирует нерв и реституируются функциональные отношения, мы видим опять подавление реакции на химические раздражители и возникновение рефлекторных реакций, на которые наслаиваются условные рефлексы. Следовательно, по своему поведению слюнная железа поставлена почти в такие же отношения, как скелетная мышца.

А что дает нам сравнительно физиологический материал? Материал школы Иордана свидетельствует о том, что у низших моллюсков мы имеем дело с хаотической деятельностью пищеварительного тракта, осуществляющейся вне актов еды. На более высоких стадиях мы открываем, что акт еды тормозит и упорядочивает эту хаотическую деятельность, а у более высоких представителей мы находим исчезновение спонтанной работы и возникновение работы под влиянием акта еды. И тут тоже констатировано наличие нервных приборов, которые регулируют деятельность пищеварительного тракта.

У взрослых млекопитающих при обозрении различных групп мы находим такие случаи, когда одна слюнная железа работает спонтанно, непрерывно, а другая работает только под влиянием пищевого акта. Например, у жвачных подчелюстная железа работает только под влиянием пищевых раздражителей, а околоушная обнаруживает под влиянием пищевых раздражителей торможение спонтанной секреции. У лошади слюнные железы работают периодически: то дают секрецию, то нет. И это связано с каким-то внутренним состоянием организма, которое не имеет никакого отношения к процессу еды. Во время еды эта периодика прекращается и заменяется рефлекторной секрецией.

Аналогичные явления мы констатируем в отношении моторной деятельности желудка, в отношении моторной деятельности кишечника, деятельности поджелудочной железы. Мы констатируем у собаки, у человека какую-то периодическую деятельность, до сих пор нам совершенно непонятную.

Откуда берется эта периодическая деятельность? На основании сопоставления данных сравнительной физиологии и данных, полученных нами при выключении блуждающих нервов, и прослеживания путей реституции, восстановления нормальных отношений при их регенерации мы можем утверждать, что речь идет о том, что сначала железы и мускулатура работали автоматически, работали сплошь под влиянием местных условий среды. Эта беспорядочная работа постепенно превращается в организованную, правильно повторяющуюся периодическую деятельность, наступающую не за счет нервных двигательных импульсов, а представляющую собой результат постепенного затормаживания спонтанной работы. Со стороны центральной нервной системы идет регулирование этих отношений, которое постепенно приводит к тому, что периодическая деятельность все больше и больше ограничивается и пищеварительный тракт становится зависимым от рефлекторных влияний, возникающих при акте еды.

Такое усиление роли центральной нервной системы мы наблюдаем во всех формах деятельности. Касается это и наших органов чувств. Оказывается, что наши рецепторные системы находятся под влиянием вегетативной нервной системы. Они находятся под влиянием центробеж-

ных нервов, идущих от центральной нервной системы и регулирующих их функциональные свойства. И мы имеем факты, свидетельствующие о том, что как возбудимость, так и длительность реакций, интенсивность реакций рецепторных органов на внешние стимулы находятся под влиянием вегетативной нервной системы, вплоть до больших полушарий.

Таким образом, в процессе исторического развития иннервационные отношения все больше и больше усложняются, и всегда этот исторический путь имеет определенные черты. Имеется простое реагирование органа на непосредственное действие возбудителя, имеется возникновение регулирующих приборов, которые начинают эту местную реакцию направлять в сторону усиления или ослабления, затем тормозной прибор приобретает все большее и большее влияние и постепенно берет власть над эффекторным прибором. В конце концов, он превращается в функциональный пусковой аппарат, вызывающий соответствующую деятельность.

Если мы себе это представим, то мы можем понять историю возникновения самих рефлекторных актов. Самые примитивные врожденные древнейшие рефлексы, вероятно, должны были возникнуть именно таким образом. Постепенно мышца подчинилась двигательному нерву, двигательный нерв — чувствительному нерву, чувствительный нерв подчинился высшим нейронам других органов через высшие отделы центральной нервной системы. И этот постепенный процесс вытеснения старых функций и замены их новыми является общим историческим путем, прослеженным во всем мире наших функциональных отношений.



ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРИНЦИП В ПРИМЕНЕНИИ К ФИЗИОЛОГИИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ [1]

Всем известно, какое огромное влияние на развитие современной биологии оказала эволюционная теория, постепенно создававшаяся, подвергавшаяся известным изменениям и преобразованиям, в конце концов наиболее четко и ясно сформулированная великим Чарльзом Дарвином. Прошел год с того момента, когда мы чествовали память этого великого человека в связи с восьмидесятилетием со дня выхода его произведения «Происхождение видов». На многочисленных заседаниях, посвященных памяти Дарвина, была освещена его роль в развитии современной биологии, и не могло не броситься в глаза, что при освещении этой роли Дарвина подчеркивали и отмечали почти исключительно достижения морфологических наук и почти ничего не говорили о роли дарвиновского учения в развитии физиологии и физиологических дисциплин.

И это, конечно, не случайность. Уже на протяжении многих лет неоднократно приходилось подчеркивать, что в физиологических дисциплинах не было систематического, планомерного использования эволюционной теории. Однако из этого не следует, что эволюционные идеи, эволюционные представления не захватывали умы физиологов. Из этого не следует, что в большом числе физиологических и медицинских исследований не было сделано серьезных попыток использования эволюционных взглядов для объяснения наблюдаемых явлений. И даже больше того, в медицинской науке, в особенности в невропатологии, еще до Дарвина возникла тенденция объяснять ряд симптомов при тех или иных болезненных формах как проявление атавистических форм поведения, являющихся свидетельством определенного хода развития нервной системы.

Однако попытки эти, с нашей точки зрения совершенно правильные, не носили характера настоящего, систематического изучения предмета и эволюционной физиологии нервной системы, так же как и эволюционной физиологии вообще, по существу, не было. Но вот за последние десятилетия мы являемся свидетелями того, как все больше и больше укрепляется стремление изучать физиологические проблемы с точки зрения эволюционной теории. И, в частности, такое эволюционное направление сделалось почти господствующим сейчас у нас в СССР. Сейчас мы можем назвать целый ряд учреждений, в которых пытаются каждую функцию организма рассматривать не в законченном ее виде, не в том виде, как она теперь нам представляется, а в истории ее возникновения, с тем чтобы в этой истории найти ключ к истинному пониманию той или иной функции. И термин

[1] Доклад на торжественном заседании 27 февраля 1941 г., посвященном пятилетию со дня кончины И. П. Павлова. Усп. совр. биол., т. 15, в. 3, 1942; см. также в кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.

«эволюционная физиология» в настоящее время уже является у нас в стране настолько же узаконенным, как термин «эволюционная морфология».

Я позволю себе сегодня привлечь ваше внимание к вопросу о том, как удается этот эволюционный принцип приложить к изучению физиологии нервной системы и какие требования предъявляет эволюционный подход к физиологии, при каких условиях физиология нервной системы и в особенности высшей нервной деятельности могла бы быть трактована с эволюционной точки зрения. Основная мысль, которую мне хочется развить сегодня, заключается в том, что для эволюционной оценки тех или иных функциональных отношений, для изучения эволюции функций прежде всего необходимо соблюдение определенных приемов исследования, которые являются универсальными, общими для всех изучаемых явлений, и наряду с этим при изучении функций нервной системы в ее различных отделах и у различных представителей животного царства должны быть изысканы какие-то не только методические, но и частные методологические приемы, которые для данного уровня развития, для данного раздела нервной системы являются наиболее адекватными, наиболее способными дать новые, точные и правильные знания.

В качестве общего методологического приема мы должны придерживаться и придерживаемся при попытке создать эволюционную физиологию нервной системы одновременно нескольких путей оценки, наблюдая одну и ту же функцию с нескольких точек зрения. Особенно подробно на этом останавливаться не приходится. Я только напомню, что прежде всего необходимо изучение одной и той же функции в сравнительно-физиологическом аспекте для того, чтобы построить себе представление о том, как в общей истории эволюционного развития (эволюционного прогресса) видоизменялись те или иные функции, какие они приобретали изменения, отклонения, как одна и та же цель была достигнута различными средствами и как, наоборот, одни и те же средства оказывались использованными для различных форм деятельности.

Однако один сравнительно-физиологический путь является и слишком трудным, и недостаточно разрешающим вопрос. Мы хорошо знаем, что другим важнейшим орудием для понимания эволюции функций является физиология онтогенетическая, физиология, посвященная вопросу о том, как та или иная функция, в частности функция нервной системы, изменяется в истории индивидуального развития представителей отдельных видов.

Из этого не следует, что мы считаем возможным подходить к вопросу с точки зрения биогенетического закона, как он был впервые формулирован, считая, что все, что имело место в филогенезе, должно иметь место и в онтогенезе и что эмбриональное развитие обязательно должно во всех деталях повторять то, что имело место в истории развития вида. Конечно, в этом отношении мы должны считаться с достижениями эволюционной морфологии, учесть те поправки, которые сделаны были рядом морфологов-дарвинистов, и подходить к сопоставлению данных эмбриональной и сравнительной физиологии с учетом изменений, которые филогенез вносит в индивидуальное развитие и которые индивидуальное развитие организмов вносит в последующие филогенетические превращения. Комбинированное использование филогенетического и онтогенетического методов изучения функций с учетом этих обстоятельств позволяет провести чрезвычайно интересные и важные параллели и выделить целый ряд закономерностей, которые дают нам в конце концов возможность правильной оценки раз-

витых, законченных или во всяком случае стоящих на высоком уровне развития функций.

Наконец, третий метод, который возник впервые в медицинской практике и вытекает именно из непосредственных медицинских наблюдений, в настоящее время нами перенесен и в практику лабораторных исследований. Он заключается в том, что используются случаи повреждения нервной системы, связанные с разобщением важнейших отделов друг от друга, с выключением полностью тех или иных отделов, с таким перерывом периферических нервных связей, который ведет к разобщению периферических рецепторных систем и периферических рабочих органов от центральной нервной системы. Таким образом, создаются явления изоляции: с одной стороны — периферических нервных приборов и органов, с другой — центральных нервных образований, наконец — изоляции различных отделов центральной нервной системы друг от друга. Оказывается, что результатом такого разобщения является не простое выключение тех или иных функциональных взаимоотношений, а имеют место еще и последующие, развивающиеся во времени регрессивные изменения в состоянии органов: изолированные друг от друга части известным образом перестраиваются, видоизменяют свои функциональные свойства и видоизменяют характер своей деятельности. Именно, наблюдается регрессивная перестройка органов, которая в конце концов приводит орган к возврату его на какой-то значительно более ранний этап развития. В случае, если налицо условия для регенерации прерванных путей, как это имеет место в периферической нервной системе, мы наряду с морфологической регенерацией нервных связей констатируем и определенный прогрессивный процесс восстановления нарушенных функций, причем во многих случаях нарушенная функция восстанавливается полностью или почти полностью до первоначального исходного уровня. Это дает нам возможность в определенных случаях проследить в прямом и в обратном направлениях, или, вернее сказать, сначала в обратном, а затем в прямом направлении, процесс развития, который имел место на определенном этапе эмбриональной жизни и на протяжении многих веков в филогенезе.

Сопоставление трех категорий фактов, добытых тремя различными приемами исследования, дает нам в значительной мере ключ к пониманию истории развития той или иной функции. Все эти три приема оказываются вполне применимыми к изучению физиологии нервной системы и в приложении к ней себя полностью оправдывают. Одним из важнейших достижений такого трехстороннего изучения функций центральной нервной системы является ряд положений, которые можно формулировать уже сейчас следующим образом.

В процессе развития функции того или иного органа мы констатируем периоды, эпохи, которые характеризуются автономной деятельностью этих органов, когда орган, находящийся на раннем уровне развития, стоит в определенных взаимоотношениях с окружающей его средой и под влиянием импульсов, исходящих из этой среды, осуществляет свою деятельность. Следовательно, все его поведение, вся его активность диктуются местными условиями среды. Здесь могут действовать термические, механические, химические агенты, отчасти также те химические процессы, которые разыгрываются в самом органе. Затем, на известном этапе развития устанавливается связь с нервной системой. Период врастания или, лучше скажем, эпоха врастания (эти эпохи могут быть очень различными по своей продолжительности — от нескольких часов до многих тысячелетий) нервного волокна и установления связи между иннервационным

аппаратом и рабочим органом ведет к двоякого рода явлениям. С одной стороны, происходит постепенное угнетение той автоматической деятельности, которую проявлял ранее орган, с другой стороны, иннервационные аппараты начинают вызывать своими импульсами возникновение деятельности органа. Следовательно, орган от подчинения местным условиям среды переходит к подчинению иннервационному аппарату. И, что особенно интересно, удается шаг за шагом проследить как момент возникновения первичной автономной функции, так и период постепенного ослабления этой автономной функции под влиянием центральных иннервационных аппаратов, постепенное развитие способности органа реагировать на импульсы, приходящие по нервным путям из центральной нервной системы, и, наконец, полное подчинение этому центральному аппарату.

Эти отношения в настоящее время прослежены нами как на различных представителях сократительных тканей, так и на некоторых железах и на таких комплексных мышечных органах, какими являются, например, гладкомышечные трубки пищеварительного канала. В этих органах разыгрывается довольно сложная координированная деятельность периферического происхождения, причем на периферическую координацию наслаиваются влияния центральной нервной системы сначала в форме периодического угнетения автономной моторной или секреторной деятельности, а затем в форме наслоения рефлекторных актов, которые становятся доминирующими и до некоторой степени маскирующими автономную деятельность.

Существенно важно то, что эти явления постепенного подчинения различных форм мышечной ткани и различных форм железистой ткани центральным иннервационным влияниям происходят, по-видимому, принципиально одинаково как в истории филогенетического развития, так и в эмбриогенезе; они могут быть обнаружены также и в условиях экспериментальных перестроек и отчетливо прослеживаются, если мы создаем временные выключения иннервационного аппарата и последовательную регенерацию. Понятно, что в этих трех случаях явления разыгрываются на протяжении различных сроков. Если в эмбриональном развитии у того или иного вида мы наблюдаем эти постепенные переходы на протяжении нескольких дней или нескольких десятков дней, в зависимости от вида, с которым мы имеем дело, то в условиях экспериментальной дегенерации и регенерации нерва это протекает в значительно более длинные сроки, хотя охватывает собой только ограниченные зоны явлений. Например, функциональная реституция регенерирующих желудочных ветвей блуждающих нервов требует нескольких лет (2½—3). Этот же процесс в филогенезе протекал, вероятно, на протяжении многих тысяч лет.

Конечный вывод, к которому мы приходим, заключается в том, что различные представители сократительной ткани внутри одного организма оказываются стоящими в данный момент на различных уровнях развития и отражают собой различные этапы филогенетического развития. То, что мы обычно обозначаем словами «скелетная мышца», является собирательным названием, которое охватывает несколько, а может быть, и несколько десятков различных разновидностей мышечных волокон, находящихся на различных уровнях развития.

Эта гамма мышечных волокон оказывается шире, если мы включим в круг своего внимания мышечную ткань различных позвоночных животных, и еще шире, если включим в круг своего наблюдения и мышечную ткань различных классов беспозвоночных животных. Мы имеем возможность сейчас составить громадную шкалу постепенных переходов мышеч-

ной ткани от одного уровня развития к другому в виде волокон, характеризующихся тончайшими детальными отличиями в их отношениях к ряду химических раздражителей, к ряду механических условий, в проявлении способности производить сокращения того или иного порядка, в большей или меньшей степени подчиненности нервным влияниям и в характере этого подчинения. То же самое в значительной степени оказывается оправданным и в отношении железистых образований.

Особенно следует подчеркнуть то, что в случае перерезки моторных нервов мы имеем возможность установить возврат мышечных волокон к более ранним уровням развития и переход их к таким функциональным свойствам, которые являются характерными для представителей другого класса животных или для представителей того же класса, но на ранних эмбриональных уровнях. В процессе же регенерации мы наблюдаем не только функциональную реституцию, но и восстановление утерянных более поздних по истории развития функциональных свойств. В истории эмбрионального развития мы опять-таки прослеживаем эту постепенную смену этапов и можем на различных днях эмбрионального развития одного и того же вида получить определенные характеристики, которые соответствуют определенным уровням филогенетического развития. Это явление до такой степени ясно, точно и бесспорно, что дает нам полное основание эти критерии и эти приемы исследования считать безусловно себя оправдывающими и пригодными для приложения к целому ряду других функциональных отношений.

Чрезвычайно интересно, что такие же отношения мы улавливаем и в случае центральных нервных образований. В этом вопросе меньше всего, конечно, придется убеждать невропатологов и психиатров, которые в достаточной мере хорошо знают эти отношения и сами широко пользуются эволюционной трактовкой для оценки явлений, наблюдаемых в клинике в случае разобщения центральных частей нервной системы. В клинике, так же как и в физиологическом эксперименте, постоянно приходится убеждаться, что в случае разобщения отдельных частей головного мозга никоим образом нельзя все наблюдаемые явления объяснить как результат простого выпадения влияний вышележащего отдела, а необходимо признать наличие еще какого-то процесса, в результате которого часть нервной системы, обособившаяся от влияний высших отделов ее, начинает проявлять некоторые новые функциональные отношения, которые отличают ее от нормальной ткани, от нормальных центральных образований и которые должны рассматриваться как результат возврата к какому-то иному, более раннему этапу развития.

В процессе дальнейшего укрепления взаимоотношений между периферической и центральной нервной системой мы улавливаем еще следующие важные моменты. Подчинение рабочего органа центральной нервной системе носит опять-таки двоякого рода характер. С одной стороны, имеет место перенесение автоматизма с периферии в центральную нервную систему. К сожалению, пока мы можем осветить только отдельные, сравнительно мало еще изученные случаи этого процесса, хотя явно выступает на сцену, что центральная нервная система, подчинив своему влиянию определенный орган, в частности определенный мышечный орган, обусловливает ритмическую периодическую работу его, причем эта работа носит автоматический характер. В данном случае влиянию химической среды подчиняются уже не сама периферическая ткань, не периферические органы, а определенные участки центральной нервной системы. Такой переход к центральному автоматизму мы имеем в случае дыхательных движений.

Другой пример мы имеем в лимфатическом сердце лягушки, которое представляет собой мышечный орган, ритмически сокращающийся, но сокращающийся под влиянием импульсов из центральной нервной системы. Перерезка нервов, связывающих лимфатическое сердце с центральной нервной системой, ведет к прекращению ритмики. С другой стороны, наряду с перенесением автоматизма с периферии в центр идет процесс возникновения рефлекторных актов, подчинения центральных образований тем импульсам, которые приносятся с периферии по афферентным волокнам от различных рецепторов. Весьма вероятно, что между этими двумя процессами — процессом возникновения центральных автоматизмов и процессом возникновения рефлекторной деятельности, т. е. деятельности, направляемой импульсами со стороны периферических рецепторов, — существует известный антагонизм, во всяком случае существует известное взаимодействие.

И если на основании сравнительно-физиологических данных (понимая под сравнительной физиологией не только сравнительную физиологию различных видов, но и сравнительную физиологию различных органов внутри организма в смысле особенностей их подчинения нервным приборам) мы имеем достаточно данных для того, чтобы говорить о взаимодействии и конкуренции этих двух способов управления тканью, то несколько труднее обстоит дело с онтогенезом, в отношении которого пока еще нет достаточно точных фактов, позволяющих нам сказать, какие из процессов являются первичными и какие — вторичными или, вернее, какие из процессов идут впереди других. Дело в том, что в эмбриональном развитии по крайней мере тех видов, с которыми нам сейчас приходится работать, временные отношения оказываются настолько короткими, настолько мало отличающимися, что провести грань между временем возникновения центральных автоматических реакций и рефлекторных пока еще не удается. Для нас, конечно, решение вопроса является в высшей степени важным, но ввиду того, что в настоящий момент для этого нет достаточного фактического материала, я касаться его больше не буду.

Обратимся к вопросу о возникновении рефлекторных функций. В этой области уже сейчас имеется бесспорный материал, свидетельствующий о том, что в процессе эволюционного развития функций мы должны придавать большое, серьезное значение возникновению отдельных афферентных систем. У меня лично впервые возникла об этом мысль под влиянием опытов с деафферентацией конечностей у взрослых собак. В работе с К. И. Кунстман нам удалось установить, что деафферентация одной задней конечности сопровождается такими изменениями функционального состояния соответствующих центральных сегментов, что эти сегменты спинного мозга оказывались подчиненными решительно всем импульсам, возникающим где бы то ни было в центральной нервной системе. Деафферентированная конечность оказывалась не только не парализованной, но, наоборот, чрезмерно активной, вмешивающейся своими движениями во все решительно двигательные акты, которые организм проявляет. Во время еды деафферентированная конечность проделывала непрерывно то флексорные, то экстензорные, то аддукторные, то абдукторные движения; во время дыхательных движений она проделывала ритмические движения в унисон с дыханием. Объяснение этому тогда нами было дано такое, что, очевидно, вся серая масса спинного мозга, а может быть, и всей центральной нервной системы представляет собой, по существу, диффузную систему, по которой неограниченно могут рассеиваться возбуждения, возникшие в том или ином ее участке. И если мы в условиях здорового, нормального организма

видим строго ограниченные координированные рефлекторные акты, то это не значит еще, что возбуждение не рассеивается, а значит, что для проявления разлитого возбуждения нет подходящих условий. Так мы представили себе дело и трактовали его так, что вся масса афферентных импульсов, которая сыплется в центральную нервную систему со стороны конечности, представляет собой в значительной степени тормозящий момент для проявления деятельности этой конечности, т. е. масса афферентных импульсов, исходящих из самой конечности, препятствует тому, чтобы иррадиирующие волны возбуждения, пришедшие из других отделов центральной нервной системы, например из дыхательного аппарата, могли привести конечность в движение. Тогда нужно было себе представить, что все серое вещество представляет собой диффузную массу нервной системы, в которой возбуждение неограниченно возникает и неограниченно рассеивается, но вгоняется в определенные рамки и пропускается к моторным клеткам только в определенных очагах и определенных пунктах, там, где нет соответствующих тормозных процессов.

Следовательно, афферентным системам принадлежит важная роль угнетения чрезмерно распространенного возбуждения и локализации очагов возбуждения в определенных пунктах. Тогда можно себе представить, что это явление должно иметь место и в онтогенезе. В онтогенезе должны быть этапы, которые свидетельствовали бы о том, что постепенное включение тех или иных новых афферентных систем может вести не только к возникновению новой рефлекторной деятельности, но и к тому, что существовавшие ранее автоматические или рефлекторные деятельности будут угнетены и будут приведены к определенным тесным рамкам.

Тогда же я представил себе, что ключ к разгадке этих явлений представляет собой то замечательное учение об условных рефлексах, которое создано Иваном Петровичем Павловым, то учение об условных рефлексах, которое Иван Петрович назвал *истинной физиологией* коры больших полушарий головного мозга и которое мы со своей стороны можем назвать *истинным учением* об эволюции нервной системы.

Сам Иван Петрович неоднократно обращал внимание на то, что изучение условнорефлекторной деятельности интересно не только потому, что оно представляет собой изучение динамики тех корковых процессов, которые лежат в основе психической деятельности, не только потому, что это есть «объективная психология», а еще и потому, что условный рефлекс представляет собой вновь формирующийся, возникающий на глазах исследователя и иногда по капризу исследователя рефлекторный акт, который может быть прослежен во всех этапах его развития, от первого возникновения и до окончательного установления его, и может быть изучен не только сам по себе, но и во взаимоотношениях с другими, точно так же искусственно созданными рефлексами. И, следовательно, в короткий отрезок времени, на протяжении нескольких дней, экспериментально могут быть прослежены условия возникновения новых рефлекторных актов и условия установления определенных взаимоотношений между различными рефлекторными актами. Эта формулировка, которую дал сам Иван Петрович, представляет собой утверждение, что изучение условных рефлексов есть изучение истории развития рефлекторных актов, изучение закономерностей приспособительной деятельности нервной системы к изменяющейся внешней среде. И мы вправе думать, что те взаимоотношения, которые устанавливаются между вновь возникающими рефлексами и наряду с этим между всеми этими вновь образующимися рефлексами и той рефлекторной деятельностью, которая уже ранее существовала у данного организма,

вскроют нам картину того, как возникали вообще рефлекторные акты.

На первых этапах работы я позволил себе сослаться на один из основных законов условнорефлекторной деятельности, установленный Иваном Петровичем, заключающийся в том, что всякое возбуждение, возникшее в коре головного мозга, сначала неограниченно иррадиирует, а затем претерпевает обратный процесс концентрации. Факты, которые были показаны М. К. Петровой в отношении процесса возбуждения, Н. И. Красногорским в отношении процесса торможения, свидетельствуют о том, что действительно этот процесс иррадиации возбуждения— захватывания возбуждением больших участков коры головного мозга и затем постепенного обратного концентрирования — имеет место на каждом шагу.

Сотрудниками Ивана Петровича было показано, что самое образование условных рефлексов идет путем включения в число возбудителей условнорефлекторной деятельности не только тех раздражителей, которые экспериментатор хочет связать с деятельностью слюнной железы или какого-либо другого органа, но и путем включения сначала неограниченно большого числа раздражителей, иногда даже исходящих из других рецепторов. Лишь позже происходит уточнение реакции, специализация условного рефлекса, причем это уточнение в значительной степени основано на взаимодействии иррадиирующего процесса возбуждения и противодействующего ему, встречно иррадиирующего тормозного процесса. Это обстоятельство в сопоставлении с теми фактами, которые мы видели на деафферентированной конечности, позволило нам высказать предположение, что всю нервную систему, не только молодой орган — кору головного мозга, но и старые, филогенетически древние органы — мозговой ствол и спинной мозг, можно представить себе как диффузный нервный прибор, в котором возбуждение может неограниченно рассеиваться, неограниченно иррадиировать и в котором оно может потом концентрироваться под влиянием каких-то тормозных факторов. И первыми тормозными условиями мы считали импульсы, исходящие из данной конечности.

Спрашивается, как это явление можно проверить? Тогда я счел возможным сослаться на имевшиеся в литературе наблюдения Альфельда, что у недоношенных человеческих плодов дыхательный акт совершается с участием конечностей, что все конечности участвуют в дыхательных движениях. Мы хорошо знаем, что этот момент выступает на сцену во всех тех случаях, когда для дыхания у взрослого животного или человека возникают известные затруднения. То, что мы называем вспомогательными дыхательными движениями, представляет собой включение все бóльших и бóльших мышечных групп и в конечном счете верхних конечностей в дыхательный акт, чтобы обеспечить наилучшую вентиляцию легких. Такое постепенное распространение с обычных нормальных дыхательных мышц на более широкие мышечные группы, в конце концов охват всего плечевого пояса дыхательными движениями и представляет собой, в сущности, возврат, если не полный, то близкий возврат к тому, что имеет место на ранних этапах эмбрионального развития.

Процесс становления рефлекторных актов был подвергнут детальному изучению рядом исследователей. В литературе возник спор, действительно ли центральная нервная система выступает в деятельности как определенная цельная масса, или имеет место возникновение отдельных рефлекторных реакций, которые, складываясь вместе, обеспечивают конечную форму деятельности. Идет спор, можно ли допустить такую иррадиацию или нет. Систематические исследования, проведенные у нас в колтушской лаборато-

рии А. А. Волоховым, показали, что в эмбриогенезе процесс становления спинальных рефлекторных актов претерпевает ряд превращений, проходит через определенные этапы, которые можно характеризовать следующим образом. Сначала возникают отдельные очаги, возникают отдельные рефлекторные акты, разбросанные в разных местах, причем развитие их всегда начинается с головного конца животного. Первые рецепторные точки, которые ведут к возникновению рефлекторных актов, находятся в области мордочки эмбриона. Затем постепенно рефлексогенные зоны расширяются в направлении от головы к хвосту, захватывая все бóльшие и бóльшие отделы тела. Оказывается, что на очень ранних этапах развития вновь возникающие, дающие себя знать рефлексогенные пункты вызывают очень ограниченные местные рефлексы. С течением времени, на протяжении нескольких дней происходит объединение этих отдельных, очевидно, созревших очагов спинного мозга, которое ведет к тому, что раздражение любой из возникших уже рефлексогенных точек сопровождается универсальной, быстрой вздрагивательной реакцией организма, причем вся мускулатура сразу производит быстро возникающие сокращения. Такие явления наблюдались также и Баркрофтом. Имеется определенный этап развития, длящийся несколько дней, когда доминирует эта картина полной общей генерализации рефлекторных актов, единообразного, общего для всей мускулатуры рефлекса на любое раздражение. Затем на этот фон начинают наслаиваться новые формы рефлекторной деятельности, которые носят медленный тонический характер. Можно в одном и том же опыте при одном и том же раздражении констатировать два типа сокращений: начальное быстрое вздрагивание и медленно развивающееся вслед за ним тоническое сокращение, которое держит мускулатуру в сокращенном состоянии в течение определенного значительного времени. Этот период вторичной тонической генерализации рефлексов опять-таки занимает в онтогенезе известное число дней. Как показали последние исследования Волохова, этот период наслоения тонической деятельности, по-видимому, нужно связывать с развитием красного ядра, потому что перерезки центральной нервной системы спереди от красного ядра не уничтожают этих тонических реакций, а перерезки кзади от красного ядра сопровождаются выпадением тонической фазы с сохранением только общих вздрагивательных движений.

Что же имеет место дальше? Происходит новая смена явлений. Рефлексы концентрируются, и уже задолго до появления животного на свет или в первые дни постнатальной жизни имеет место формирование ограниченно локализированных реакций, вполне напоминающих те движения, которые мы видим у взрослых животных, т. е. каждой рефлексогенной зоне соответствует определенный вид рефлекторных актов.

Эти данные уже были доложены непосредственно А. А. Волоховым и подтверждены документальным кинофильмом. Опыты П. К. Анохина, осуществленные после опытов Волохова, вполне с ними согласуются.

В процессе эмбриогенеза можно проследить также возникновение тех реципрокных взаимоотношений, которые в процессе развития устанавливаются между отдельными мышечными группами, между группами антагонистов, между антагонистическими частями. Хорошо известно, что рефлекторная деятельность представляет собой множество сложных, координированных актов, в которых мы наряду с явлениями возбуждения видим и явления торможения. В спинальных рефлексах мы имеем определенные, строго фиксированные, наследственно закрепленные взаимоотношения, которые выражаются в том, что при сокращении опреде-

ленных мышечных групп их антагонисты расслабляются в силу центрального торможения. Борьба антагонистов на периферии благодаря особенностям эволюционного развития заменена внутрицентральной борьбой процессов возбуждения и торможения.

Очевидно, это возникновение борьбы и установление в центральной нервной системе определенных мозаичных полей возбуждения и торможения тоже должно иметь свою историю. В данный момент мы еще не можем говорить о том, как и когда возникают реципрокные отношения между антагонистическими мышцами одной и той же конечности. Но развитие взаимодействия между отдельными конечностями подверглось изучению в работе Е. П. Стокалич в колтушской лаборатории. Стокалич удалось показать, что на ранних стадиях онтогенеза раздражение какого-нибудь пункта конечности сначала сопровождается возбуждением мышц только этой конечности, ведет к флексорному или экстензорному рефлексу; затем в более поздней стадии в ответ на раздражение одной конечности одновременно реагируют обе соответственно симметричные конечности. Это опять-таки подтверждение того факта, что возникшее в одной половине спинного мозга возбуждение распространяется на противоположную сторону и ведет к двустороннему однозначному эффекту. Далее наступает период, когда возбуждение начинает передаваться с плечевого пояса на тазовый пояс, захватывая, кроме передних, обе задние конечности, и наоборот, причем удается уловить разницу в большей легкости распространения от орального конца к каудальному, чем от каудального к оральному. Наконец, наступает известная стадия, когда на любое раздражение любой конечности отвечают сокращением все четыре конечности. Но затем этот этап сменяется стадией, когда в ответ на флексию левой конечности правая отвечает экстензией, т. е. устанавливаются те реципрокные отношения, которые характерны для животного с альтернирующим типом походки.

Все эти данные являются свидетельством того, что мы в истории возникновения рефлекторных актов и координационных отношений имеем право усматривать определенную этапность, определенное наслоение деятельностей друг на друга и подчинение одних систем другим. Мы являемся свидетелями того, что действительно иррадиирующее сначала возбуждение по мере созревания рефлекторного аппарата начинает сменяться определенными реципрокными взаимоотношениями.

Как это можно понять, как не результат того, что включение новых путей, включение новых внутрицентральных связей и приносимых по ним импульсов с новых групп афферентных систем ведет к тому, что сложившиеся определенным образом деятельности оказываются подавленными и направленными в новую сторону?

А что дает нам патология и что дает эксперимент с экстирпацией тех или иных частей? Мы хорошо знаем теперь, что выключение пирамидных путей, выключение мозжечка, целый ряд функциональных изменений в состоянии нервной системы могут сопровождаться тем, что нормальные реципрокные отношения между антагонистическими мышцами, между антагонистическими конечностями временно или навсегда оказываются смытыми и на их месте возникают перекрестные рефлексы, которых в нормальных условиях никогда не приходится видеть. В этом случае мы имеем нарушение реципрокных отношений между правой и левой половинами тела, т. е. такие отношения, которые соответствуют ранним этапам эмбриональной жизни. Мало того, мы видим, что и у подопытных животных при перерезке спинного мозга и у больных с патологическим

поражением спинного мозга мы наблюдаем возникновение таких отношений, которые приходится характеризовать как спинальные автоматизмы. Это неправильные ритмические движения конечностей, которые могут быть заторможены афферентными импульсами с периферии. В норме они отсутствуют в результате тормозных импульсов, постоянно притекающих от афферентных систем передних частей тела.

Переходя от этих явлений, разыгрывающихся в низших отделах центральной нервной системы, к явлениям, характеризующим деятельность высших ее отделов, мы опять-таки находим такие же взаимоотношения. Мы знаем хорошо, что генерализованная тоническая деятельность, которая на каком-то среднем уровне эмбрионального развития оказывается отчетливо выраженной у всех животных, но которая затем уступает место уточненным, точно локализированным и вместе с тем укороченным во времени рефлекторным актам, эта тоническая деятельность выступает снова на сцену, если имеется перерыв пирамидных путей на высоком уровне, если имеется раскрепощение среднего мозга и мозгового ствола от вмешательства импульсов, идущих из коры головного мозга. Такую картину мы получаем в условиях экспериментального удаления коры большого мозга, такую же картину мы наблюдаем при патологических корковых поражениях. Это — освобождение экстрапирамидных систем и возникновение длительных тонических деятельностей, которые так характерны для больных паркинсоников.

То же самое мы наблюдаем и при изучении высшей нервной деятельности. Ивану Петровичу Павлову принадлежит заслуга установления того механизма, при помощи которого образуются условнорефлекторные связи. Иван Петрович подчеркнул значение условнорефлекторной деятельности как сигнальной деятельности, как деятельности, которая осуществляет индивидуальное приспособление организма к новым формам существования, обеспечивая возможность деятельности под влиянием сигналов, предупреждающих о наступлении существенных изменений во внешней и внутренней среде. Действительно, благодаря условным рефлексам организм обладает возможностью осуществлять свои защитные реакции или пищеварительную работу, или какую-нибудь другую физиологическую функцию не тогда, когда наносятся раздражения, непосредственно связанные с этой деятельностью, но уже тогда, когда поступают только их сигналы.

Иван Петрович сам изучил определенные категории условных рефлексов. Это, с одной стороны, условные рефлексы первого порядка, возникающие в силу сочетания во времени какого-либо раздражителя с безусловным рефлексом, и, с другой стороны, условные рефлексы второго порядка, которые образуются благодаря сочетанию во времени (при соблюдении известных условий) какого-нибудь нового раздражителя с уже существующим условным рефлексом. Как вы хорошо знаете, при этих попытках сталкиваются две тенденции: тенденция к выработке условного торможения, благодаря которому вторичный сигнал делает недействительным сигнал первичный, и тенденция к образованию условных рефлексов при помощи условных же, т. е. условных рефлексов второго порядка.

Ясно, что чем длиннее могут быть цепи наслаивания условных рефлексов на условные, тем в известных пределах более выгодные условия создадутся для организма. Но эти формы деятельности центральной нервной системы не обеспечили бы еще организму благополучного существования, если бы принцип образования условных рефлексов при помощи



Л. А. Орбели в Колтушах, 1947 г. Слева направо: А. А. Волохов, А. М. Алексанян, Л. А. Орбели, А. В. Войно-Ясенецкий.



условных иногда не принимал совершенно своеобразного характера и не приводил бы к установлению еще несколько иных форм условнорефлекторной деятельности. Один из новых приемов выработки условных рефлексов был впервые осуществлен В. Я. Кряжевым на собаках, а затем воспроизведен М. П. Штодиным на обезьянах. Он заключается в том, что обычную выработку условных рефлексов у одного индивидуума производят в присутствии другого. Условные связи возникают при этом не только у того индивидуума, который получает подкрепление сигнального раздражителя безусловным рефлексом, но и у тех индивидуумов, которые являются свидетелями процесса. У нас теперь установилась тенденция называть животных, участвующих в подобной работе, «актерами» и «зрителями».

Это обстоятельство, с точки зрения эволюционного процесса, является в высшей степени важным, потому что если сам по себе условный рефлекс носит несомненно известный адаптивный характер и обеспечивает индивидууму возможность приспособляться к новым условиям, то эти своеобразные условные рефлексы, выработанные Кряжевым и Штодиным, являются главными охранителями вида. Ведь если бы каждый индивидуум был способен вырабатывать условные рефлексы, например защитные, только тогда, когда безусловный раздражитель фактически на него подействовал, то возникли бы две возможности. Может быть, он и выработал бы защитный условный рефлекс, а может быть, и не выработал бы, потому что был бы убит первым подкреплением условного раздражителя. Громадное преимущество заключается в том, что «зрители», присутствующие при акте повреждения члена их же стада или их сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности. «Актеры» могут и погибнуть в борьбе с противником, а у «зрителей» вырабатывается условный рефлекс, который позволяет им спасаться.

Я хочу обратить ваше внимание на то, что эта категория условных рефлексов заслуживает с нашей стороны исключительного внимания, если мы подходим к павловскому учению об условнорефлекторной деятельности не только с точки зрения объективного изучения психической деятельности, но и как к большому разделу эволюционного учения и пытаемся оценить условные рефлексы как один из важных факторов эволюции.

Я позволю себе остановиться еще на одной стороне дела. Спрашивается, в какой мере учение об условных рефлексах, развитое Иваном Петровичем, может быть перенесено на людей и что это перенесение нам дает? В этом отношении, как вам известно, мнения несколько расходятся: одни думают, что учение об условных рефлексах, разработанное Иваном Петровичем в основном на животных, может быть целиком и полностью перенесено на человека. Другие утверждают, что этого делать нельзя. Одни утверждают, что приемом, который создан Иваном Петровичем, можно воспользоваться для того, чтобы проанализировать психическую деятельность человека. А другие говорят, что и этого нельзя. Кто же тут прав? Конечно, как это часто бывает, правы и те, и другие, но и неправы те и другие. Потому что, если говорить о том, можно ли данные, установленные Иваном Петровичем на животных, переносить на человека, то, конечно, надо категорически ответить: «Да, можно. Конечно, можно». Иван Петрович установил механизм временных связей, механизм прокладывания новых путей для распространения возбуждения, обеспечения свободных путей для прохождения возбуждения, путей, ведущих к осуществлению

новых рефлекторных деятельностей. И он же указал целый ряд механизмов внутреннего торможения, которые ведут к прекращению этой рефлекторной деятельности и к упрятыванию ее в какой-то невидимый склад на многие месяцы и годы. Мы хорошо знаем, что условнорефлекторные реакции возникают у человека на каждом шагу, так же как возникают они у животного. И весь ранний этап постнатального развития, начиная со второго или третьего месяца, представляет собой у людей период, когда бесконечно наслаиваются друг на друга все новые и новые условнорефлекторные акты. Разве мы не используем этот механизм образования условных рефлексов для того, чтобы привить детям определенные привычки, определенные навыки, чтобы вместе с тем затормозить некоторые неуместные деятельности, которые не следует подрастающему ребенку проявлять. В этом отношении исследования, которые проведены в лабораториях Н. И. Красногорского и А. Г. Иванова-Смоленского, полностью подтверждают, что все основные закономерности, которые установлены Иваном Петровичем в учении об условных рефлексах у собаки, могут быть воспроизведены и у детского организма, у человека. Это, конечно, так, и поэтому мы имеем право переносить эти данные с животного на человека.

Но дальше возникает вопрос: исчерпывается ли этой деятельностью центральной нервной системы поведение человека и в том ли заслуга человека, что он в состоянии сделать то, что делает Шавка или Барбос? Конечно, ни один человек этим не удовлетворится и не будет гордиться тем, что он в состоянии вырабатывать у себя ту условнорефлекторную деятельность, которая выработана у павловских собак, хотя бы даже при личном наблюдении Павлова. Конечно, высшая нервная деятельность других представителей животных, начиная с обезьян, включая антропоидов и кончая человеком, все более и более усложняется, и тот методологический подход и те методические приемы исследования, которые применялись Иваном Петровичем на собаках, оказываются на известном этапе уже недостаточными. Это не значит, что они совсем недействительны или неправильны, но их недостаточно. Недостаточно потому, что нельзя с одинаковыми критериями подходить к различным организмам, стоящим на различных уровнях развития, проявляющим различные по сложности стороны деятельности. Как утверждал сам Иван Петрович, при подходе к человеку мы должны помнить, что, кроме способности образовывать различной сложности условные связи, он обладает еще способностью словесной символизации определенных понятий, иначе говоря, установления прочных условных связей между определенными сложными оптическими или акустическими комплексами раздражений, воспроизводимыми графически или артикуляционно, и определенными объектами и явлениями внешнего мира, в результате чего первые могут становиться знаками вторых и подменять их в процессе дальнейшего образования и осуществления условных реакций. Установление различных по сложности и по способу возникновения условных реакций ставит перед нами вопрос о том, в какой мере отдельные виды животных способны к использованию той или иной формы образования временных связей. С эволюционной точки зрения, мы прежде всего должны разделить животных на таких, которые могут только непосредственно связывать условный раздражитель с безусловным, на таких, которые могут, кроме того, вырабатывать связи, присутствуя в роли только зрителя. либо же путем использования имитационных актов как звукового, так и зрительного происхождения, и, наконец, на таких, которые устанавливают проч-

ные временные связи между определенными словесными знаками и объектами, что дает возможность замыкать все новые и новые временные связи за счет второй сигнальной системы. Перечисленные приемы носят строго объективный характер и допускают возможность объективного изучения явлений. В этом объективном изучении явлений мы должны особенное значение придавать тому обстоятельству, что временные связи, индивидуально возникающие условные связи не являются просто новой системой, которая противостоит системе врожденных, безусловных реакций. Если бы дело обстояло так, что до известного уровня развития организм создал бы у себя в силу наследственных зачатков какую-то систему безусловной деятельности, а затем в постнатальной жизни у него начинали бы вырабатываться многочисленные условные связи, по мере возникновения вступающие в конфликт с безусловными, то такое положение дела было бы слишком простым и маловыгодным для организма. В действительности мы констатируем иную картину. Все животные формы могут быть разделены на две большие группы: представители одной проделывают внутрияйцевое или внутриутробное развитие до такой степени полно, что родятся и начинают подвергаться действию внешней среды уже почти вполне сформированными, тогда как у представителей другой группы это онтогенетическое развитие даже врожденных, наследственных форм поведения выносится по времени далеко за пределы внутрияйцевого или внутриматочного развития. Ясно, что вторая категория животных оказывается с биологической точки зрения, с одной стороны, в более трудных условиях, а с другой — в условиях гораздо более выгодных. Если животные первой группы достигают такого уровня развития, что у них все наследственно фиксированные деятельности вполне сформированы и вполне готовы к тому времени, когда они родятся на свет, и они могут сразу начать самостоятельное существование, — в этом большая выгода, потому что такое животное сравнительно мало подвержено различным вредным условиям среды. Но тем самым это животное не может сильно прогрессировать в своем дальнейшем развитии, между тем как животное, которое родится с не вполне сформированной нервной системой, хотя и оказывается на первых порах жизни инвалидным, требующим посторонней помощи, родительской помощи, но вместе с тем обладает возможностью подставить свои еще развивающиеся наследственные, врожденные формы поведения и деятельности под влияние агентов окружающей среды и таким образом создать внутри нервной системы определенный переплет между врожденной и приобретенной формами деятельности и в значительной степени модифицировать или маскировать врожденные формы поведения.

При таком положении вещей создается возможность не только противопоставления двух систем — безусловной и условной, врожденной и приобретенной, но и создания определенных цепей, в которых отдельные безусловные и условные звенья будут укладываться в определенную последовательную ритмику. Вот это обстоятельство является, конечно, в высшей степени важным, и мы хорошо знаем, что человеческий организм больше, чем какой-нибудь другой, использует этот путь развития. В то время как некоторые животные формы, достигнув наивысших ступеней в своем эмбриональном развитии, затем родятся и приобретают только некоторые новые дополнительные надстройки условнорефлекторной деятельности, другие формы, человеческий организм в особенности, родятся с настолько еще мало сформированной нервной системой, что все дальнейшее постнатальное развитие представляет собой сплошную

переработку наследственных форм и вновь возникающих условных форм поведения.

Особенно хорошо это может быть прослежено у растущих детей. Мы являемся свидетелями того, что у ребенка уже имеет место образование условных связей с готовыми наследственными формами поведения, ребенок уже может образовывать условные рефлексы, а между тем у него еще и в дальнейшем созревают новые формы деятельности, которые являются наследственными, врожденными. Это обстоятельство я считаю чрезвычайно важным подчеркнуть и думаю, что оно имеет особенно большое значение в развитии трудовых процессов и в развитии тех сложных форм деятельности, которые составляют акты речи и письма. Я должен напомнить, что к этому обстоятельству впервые в очень отчетливой форме было привлечено внимание С. М. Доброгаевым в его диссертации о картавости. Еще в 1918 и 1919 гг., изучая вопросы заикания и картавости, Доброгаев подчеркнул, что ошибочно было бы называть нашу речь условнорефлекторной деятельностью или безусловнорефлекторной деятельностью, потому что она представляет собой сложный переплет явлений, из которых одни носят безусловный, а другие условный характер. Готовые безусловные акты являются соединенными между собой промежуточными звеньями условных связей. Это вклинивание приобретенных форм деятельности на ранних этапах развития нервной системы я считаю нужным особенно подчеркнуть еще и потому, что в истории развития позднее возникающих врожденных реакций этот момент должен играть и играет большую модифицирующую роль, изменяя, быть может, самый ход развития некоторых врожденных комплексов. И опять-таки особую роль играет он в истории развития человека.

Последний вопрос, на котором я позволю себе остановить ваше внимание, это вопрос о том, в какой мере объективный метод изучения высшей нервной деятельности вообще является возможным, применимым и достаточным для изучения человека.

В этом отношении существуют разные точки зрения. Существовала точка зрения до Ивана Петровича, даже до И. М. Сеченова, которая встретила объективный метод бурным отпором: как это может сметь физиолог подходить со своим физиологическим методом к изучению тех высоких проявлений нервной деятельности, которые мы привыкли называть психической деятельностью. Мы знаем тот тяжелый отпор, который был дан в свое время Сеченову и его первым попыткам заговорить о рефлексах головного мозга; мы знаем, с какой энергией пытались сбить, но, конечно, не сумели сбить Ивана Петровича противники этого объективного метода. Мы были свидетелями того, как 35 лет Иван Петрович благополучно работал в этой области и создал то грандиозное учение, которое явилось венцом его творческой деятельности.

Но встает все-таки вопрос: в какой мере этот объективный метод применим к человеку? Конечно, он применим. Нужно только найти соответствующие методические приемы, которые были бы адекватны отдельным возрастам и отдельным уровням развития, чтобы вырабатывать и наблюдать эти временные связи, наблюдать поведение человека и формы его деятельности, подвергать их объективному анализу и умело, объективно физиологически оценивать.

Однако достаточно ли такого изучения человека? Ответ на это дал сам Иван Петрович. Он неоднократно говорил, что основной задачей все-таки является постичь субъективный мир человека, постичь внутренний мир человека. Он строил истинную физиологию больших полушарий

головного мозга как физиологическую канву, на которой когда-нибудь удастся разложить все многообразие субъективного мира человека.

Спрашивается, что подразумевал Иван Петрович под словами «р а з л о ж и т ь с у б ъ е к т и в н ы й м и р, все разнообразие субъективного мира»? Ясно, что он не только признавал субъективный мир, но он считал его чрезвычайно важным и считал основной задачей разложить на физиологическую канву субъективный мир человека. Представлял ли он себе дело так, что кто-то создаст физиологическую канву, а кто-то другой придет и будет на эту физиологическую канву налагать субъективные явления? Едва ли он себе так представлял, и даже можно наверняка сказать, что он представлял себе дело не так, потому что он неоднократно высказывался в том смысле, что нельзя разъединять субъективные и объективные явления. Он называл дуалистами, анимистами всех тех, кто пытался субъективные явления отделить от их объективной физиологической основы. Таким образом, он сам высказывался за материалистический подход к делу и считал субъективные явления лишь одним из проявлений деятельного состояния высокоорганизованной материи.

К чему это нас обязывает? Являлись ли эти два утверждения Ивана Петровича случайными фразами, высказанными под влиянием момента, или являлись руководящей нитью в его исследованиях и для наших исследований должны являться руководящей нитью? Я думаю, что правильнее второе. Подходя с этой точки зрения и стоя на почве материалистических представлений, именно диалектического материализма, мы не можем себе представить иного пути, как использование субъективных явлений в качестве одного из орудий для изучения физиологии мозга.

Я себе представляю дело таким образом. Если мы твердо стоим на той точке зрения, что высоко организованная материя, наивысшая форма организованной материи, которую представляют собой нервные элементы нашего мозга, дает нам двоякого рода проявления, объективно наблюдаемые и субъективно нами воспринимаемые, то я вправе и не только вправе, но и обязан изучить эти субъективные явления во всех деталях для того, чтобы с помощью их заглянуть во все уголки, по которым распространяется процесс возбуждения в центральной нервной системе, и установить все промежуточные звенья, какие только могут быть уловлены. Это даст мне совершенно такие же точные и бесспорные данные о процессе нервного возбуждения в коре головного мозга, какие дают осциллография и все другие объективные методы наблюдения. Само по себе течение условнорефлекторных актов дает нам сравнение начального и конечного звеньев, все промежуточные звенья оказываются чрезвычайно труднодоступными нашему наблюдению. Гений Ивана Петровича позволил нам раскрыть эту динамику нервных процессов с большой точностью и большой тонкостью. Но все-таки динамика есть динамика, и канва физиологическая есть канва, а на этой канве вышиты узоры, и никого не интересует одна канва. Всех интересует ковер, который состоит из канвы и наложенного на ней узора.

Я позволю себе закончить утверждением, что если мы стоим на позициях эволюционной теории, свидетельствующей о том, что человек представляет собой высоко развитый, наивысшим образом для данного времени развитый организм, происшедший от животных предков и проявляющий максимальное усложнение той деятельности, которая в первичной примитивной форме имелась у наших отдаленных предков, если мы стоим на материалистической позиции, заставляющей нас утверждать, что эта высоко организованная материя нашего мозга обладает свойством давать субъективные проявления, то мы вправе говорить, что для каждого уровня

развития животных организмов как при изучении их нервной деятельности вообще, так и при изучении высшей нервной деятельности в особенности должны быть применены адекватные методы исследования. И не только должны быть применены адекватные методы исследования, но и должны быть использованы все те методы исследования, без которых знание было бы неполным. Добираясь до уровня человека, который обладает субъективными явлениями и способностью эти субъективные явления наблюдать и сопоставлять с явлениями внешнего мира, мы можем считать изучение высшей нервной деятельности человека полным и законченным только тогда, когда будут использованы все те данные, которые получаются всеми возможными способами наблюдений, вместе взятыми. Тогда будет достигнуто то «слияние субъективного с объективным», о котором мечтал Иван Петрович.



ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО ПРИБОРА[1]

Прежде всего я должен внести некоторое ограничение в название своего доклада. Речь будет идти только о функциональной эволюции нервно-мышечного прибора. Я считаю нужным об этом сказать для того, чтобы у морфологов не получилось впечатления, что я пытаюсь внести какие-либо изменения или поправки в те представления, которые созданы на основе морфологического изучения. Я буду касаться только того поступательного прогрессивного процесса, который может быть обнаружен при сопоставлении функциональных свойств различных представителей сократительных тканей и иннервирующих их аппаратов.

Думаю, что на основе этого сопоставления можно составить себе представление о том, как происходит прогрессивное приспособление нервно-мышечных приборов ко все повышающимся требованиям и к усложняющимся условиям их функционирования. Если с течением времени явится возможность сделать из этого какие-нибудь выводы относительно эволюционного процесса вообще, то, конечно, это меня будет очень радовать. Но в данный момент я никаких претензий в этом направлении не высказываю.

Уже много лет тому назад, приступая к разработке вопроса о симпатической иннервации поперечнополосатых мышц, я исходил из представления, что различные виды сократительной ткани, обнаруживающиеся в тех или иных высоко развитых организмах, представляют собой разновидности одной и той же сократительной ткани, которая в процессе эволюции претерпела известные превращения, известную дифференциацию и может быть рассматриваема как остановившаяся на том или ином этапе эволюционного развития.

Следовательно, можно допустить, что те резко различающиеся представители мышечной ткани, с которыми мы постоянно встречаемся в физиологии, являются лишь определенными типичными представителями более или менее отдифференцировавшихся групп мышечных элементов, но что между ними могут существовать известные переходные формы и что вся в целом мышечная ткань может быть представлена как большое число разновидностей, несколько друг от друга отличающихся и укладывающихся в ряд, конечные представители которого могут быть настолько разошедшимися в процессе развития, что нужно доказывать их родство и сходство между собой.

При таком представлении можно было бы думать, что и аппарат, иннервирующий эти мышечные волокна, также может и должен представлять известные вариации, что можно установить известные переход-

[1] Доклад на конференции по проблемам эволюции в Московском университете 10 апреля 1944 г. Труды Физиол. инст. им. И. П. Павлова, т. 1, Изд. АН СССР, М.—Л., 1945.

ные формы между теми резко различающимися категориями иннервационных аппаратов, которые известны в настоящее время и характеризуются хотя бы как иннервация соматическая и иннервация вегетативная.

В свою очередь между представителями вегетативной иннервации тоже могут быть установлены определенные черты сходства и различия, которые дают возможность понять ход дифференциации различных представителей мышечных тканей.

Тут я исходил из того представления, что рассматривать эволюционные изменения в мышечной ткани раздельно от эволюционных превращений нервных аппаратов нельзя и что, по всей вероятности, самые процессы функциональных изменений, которые наступают в истории развития нервно-мышечных приборов, должны рассматриваться, по крайней мере частично, как результат взаимодействия между мышечными и нервными приборами.

Если на определенных ранних этапах развития можно себе представить известные изменения, известный прогресс в развитии мышечной ткани вне влияния нервной системы, то с того момента, как создался нервный прибор и как он вступил в контакт и связь с мышечным прибором, развитие и изменение мышечного прибора не могут протекать вне влияния нервных импульсов. В свою очередь и сами они не могут не отражаться на иннервирующем приборе.

Эти соображения позволили мне в начале 20-х годов нынешнего столетия построить предположения относительно роли симпатической иннервации поперечнополосатых мышц, предположения, которые потом оправдались в целом ряде экспериментальных работ.

Исходя из тех отношений, которые существуют в сердечной мускулатуре, именно из наличия автоматической деятельности сердечной мускулатуры и регуляторного нервного прибора в форме двух антагонистических групп нервных волокон — волокон, повышающих функциональные свойства сердечной мышцы, и волокон, понижающих эти функциональные свойства, тормозящих деятельность сердца, я создал себе представление, что, быть может, поперечнополосатая скелетная мускулатура высших животных представляет собой лишь то отличие от сердечной мускулатуры, что она приобрела двигательный функциональный иннервационный прибор, утеряв способность к автоматизму, а наряду с этим она могла сохранить регулирующий аппарат, задачей которого является не вызывать деятельность мышц, а изменять их основные функциональные свойства.

Следовательно, регуляторный прибор, повышающий и понижающий основные функциональные свойства, явился бы общим иннервационным аппаратом и для сердечной мускулатуры, и для поперечнополосатых скелетных мышц, тогда как так называемая соматическая иннервация, вызывающая сокращения скелетной мускулатуры, явилась бы аппаратом, который принял на себя функцию установления деятельности скелетной мускулатуры, заменив собой автоматизм.

Действительно, нам удалось на большом числе различных представителей поперечнополосатой мускулатуры, как холоднокровных, в частности лягушек, так и млекопитающих и птиц, установить влияние симпатических нервных волокон, которое выражается в изменении сократительных свойств, в изменении работоспособности поперечнополосатых мышц, причем эти влияния симпатической нервной системы могут быть уловлены только при условии, если вы испытываете их на фоне деятельности, вызванной соматическими нервными волокнами. Иначе говоря, толчок к деятельности мышц дается соматическими волокнами. А каков будет размер

работы, какова будет реактивность мышц в отношении этих импульсов, идущих из соматических нервов, — это будет определяться воздействиями симпатической нервной системы.

С течением времени нам удалось показать, что эти влияния, которые мы назвали адаптационно-трофическими влияниями, распространяются как на самые мышечные волокна, так и на двигательный нерв и на переходную область между нервом и мышцей, на то, что мы в физиологии называем нервно-мышечной спайкой.

Нам удалось эту точку зрения потом развить и в отношении нервных приборов. Удалось показать, что такого рода регулирующее влияние симпатической нервной системы имеет место в отношении всех нервных аппаратов, начиная от двигательных нервов скелетных мышц, включая центральные образования, вплоть до коры головного мозга, и кончая афферентными волокнами и различного рода рецепторами.

Итак, эта регулирующая адаптационно-трофическая иннервация, которая вызывает сдвиги функциональных свойств возбудимых тканей, представляет собой один тип иннервации.

С течением времени удалось показать, что не только симпатической нервной системе присуща способность вызывать такого рода сдвиги функциональных свойств, а можно их констатировать во многих случаях и со стороны заднекорешковых волокон, которые являются в основе своей афферентными волокнами, но выполняют и определенные антидромные влияния.

Эти антидромные влияния заднекорешковых волокон привлекли наше особое внимание за последние годы. И тут выявилось, что из старых фактов, давно уже установленных в физиологии, можно сделать определенные новые выводы, которые позволяют построить известные представления о ходе превращений нервно-мышечного прибора.

Давно был известен феномен, выражающийся в том, что после перерезки моторного нерва для языка, т. е. n. hypoglossi, чувствительный нерв языка n. lingualis приобретает способность вызывать медленные, тонические сокращения язычной мускулатуры, которые по характеру отличаются от обычных быстрых вздрагиваний, вызываемых моторным нервом. Для того чтобы n. lingualis приобрел способность вызывать это тоническое сокращение языка, нужно, чтобы после перерезки моторного нерва прошло несколько суток. Требуется только, чтобы моторная иннервация была в течение некоторого времени выключена. Это старый факт, установленный еще в 60-х годах прошлого столетия. В последние годы он подвергся разработке со стороны различных авторов, в том числе и со стороны моей и группы моих сотрудников.

Было показано, что такая моторно-денервированная язычная мускулатура производит тонические сокращения не только при раздражении n. lingualis, но и при действии некоторых ядов, в частности никотина и ацетилхолина. Затем было доказано целым рядом авторов, что этот феномен не является чем-нибудь связанным специально с мускулатурой языка, а представляет собой общее явление, характерное для всей поперечнополосатой мускулатуры млекопитающих. Если перерезать передние корешки той или иной области тела, то мускулатура соответствующих метамеров начинает реагировать тоническими сокращениями на раздражение задних корешков.

На основе тех физиологических представлений, которые складывались параллельно с этими фактами, было высказано предположение, что суть дела заключалась в наличии в задних корешках и в n. lingualis вазоди-

лятаторных волокон, для которых была доказана холинергическая природа.

Таким образом, создалось представление о том, что под влиянием выключения моторных импульсов создается повышение чувствительности поперечнополосатых мышц к ацетилхолину и к подобным ему веществам; в результате чего появляется способность мышц отвечать на введенный извне ацетилхолин.

С течением времени нам удалось внести следующие частные дополнения. Оказалось, что если в первые дни после перерезки моторного нерва, в то время, когда он еще не перерожден, но уже выключен в течение нескольких суток и тономоторные явления в языке при раздражении язычного нерва уже отчетливо выражены, раздражение моторного нерва оказывает на мышцу известное влияние, которое выражается в том, что устраняется возможность получения тономоторного эффекта.

В зависимости от срока, прошедшего после перерезки нерва, и силы раздражения это торможение может занимать различные отрезки времени — от нескольких минут до нескольких часов. Во многих случаях, после однократного раздражения, приходилось откладывать опыт на сутки, переносить его на следующий день, для того чтобы восстановилось тономоторное влияние.

Это дало основание думать, что в процессе эволюции мышц мы должны усматривать определенные этапы, на которых происходят известные взаимодействия между мышечным волокном, с одной стороны, и иннервирующими нервными волокнами — с другой. Следовательно, мышца стоит под влиянием моторных нервов и под влиянием антидромных импульсов, притекающих по заднекорешковым волокнам, и под влиянием симпатических волокон, в которых мы констатировали аппарат, вызывающий изменения функциональных свойств. В заднекорешковых волокнах также обнаружилась способность вызывать изменения функциональных свойств. Моторные нервы, которые до сих пор рассматривались как нервы, вызывающие сокращение мышц, по нашим представлениям, являются не только нервами, вызывающими сокращение мышц, но и нервами, способными тормозить сокращение мышц под влиянием ацетилхолина. Если принять во внимание, что последний представляет собой один из химических агентов, возникающих в среде, окружающей мышечные волокна, или в известных случаях и внутри мышечной ткани, и может рассматриваться как один из тех возбудителей, которые являются виновниками некоторых случаев автоматической деятельности мышц, мы можем в этом факте усмотреть известное регулирующее влияние со стороны центральной нервной системы через моторный нерв, которое выражается в том, что сначала подавляется автоматизм, наклонность мышц реагировать на автоматические раздражители окружающей среды, а вслед за тем устанавливается моторная функция. Происходит вытеснение автоматизма моторной иннервацией.

То же самое явление нам удалось подтвердить и в перекрестных опытах. Когда мы сшивали перерезанный нерв, давали ему возможность регенерировать и прослеживали сроки восстановления функции, то выяснилось, что вросшие новые волокна сначала опять устраняют тономоторный эффект, вытесняют способность мышцы реагировать на ацетилхолин и раздражение n. lingualis и затем приобретают способность вызывать сокращение, т. е. и при дегенерации, и при регенерации имеют место одни и те же явления, только развивающиеся в обратном направлении.

Из этого следует вывод, что перерезка моторного нерва представляет собой прием, который заставляет мышечное волокно претерпевать какое-то

обратное развитие, проделать какой-то процесс, возвращающий его на более ранний этап эволюционного функционального развития.

И действительно, если мы обратимся к оценке реакции различных мышц на ацетилхолин, то мы констатируем, что целый ряд представителей гладкой мускулатуры сокращается под влиянием ацетилхолина. Кроме того, и среди представителей поперечнополосатых мышц холоднокровных животных обнаружены волокна, в норме реагирующие на ацетилхолин.

Следовательно, можно себе представить, что существуют различные категории мышечных волокон, остановившиеся на каком-то раннем этапе развития, еще способные реагировать на ацетилхолин, но не реагирующие на какие-то другие раздражители среды и поэтому не дающие автоматизма и уже подчиненные моторной иннервации.

Есть категория мышц, которая уже потеряла способность реагировать на ацетилхолин и реагирует только на импульсы моторных нервов.

Исследования, произведенные А. Г. Гинецинским и Н. И. Михельсон, привели к созданию определенной классификации мышечных волокон по их отношению к различным вегетативным ядам. В числе таких вегетативных ядов были испытаны ацетилхолин, пилокарпин, ареколин. Удалось показать, что существуют мышечные волокна, реагирующие на все эти три яда; можно найти мышцы, которые реагируют только на два из них, затем только на один из них и, наконец, не реагирующие ни на один из них. Таким образом, четыре категории мышечных волокон могут быть установлены только по одному этому признаку.

Когда обратились к изучению различных представителей мышечных волокон, то на большом физиологическом материале, охватывающем различные классы животных, как позвоночных, так и беспозвоночных, удалось выявить, что классификация по этому признаку оправдывает себя во всем объеме сравнительно-физиологического материала. Мы действительно имеем основание делить все мышечные волокна, существующие в природе, на целый ряд категорий, различно относящихся к действующим на них вегетативным химическим раздражителям (Н. А. Итина).

Но этого мало. Уже задолго до нас возникло указание на то, что эмбриональная мускулатура резко отличается по своим функциональным свойствам от мускулатуры взрослого индивидуума. В частности, было указано на то, что та часть мускулатуры сердца, которая является носителем сердечного автоматизма, имеет характер эмбриональной ткани. Миогенная теория Гаскелла рассматривала определенные участки сердечной мышцы как эмбриональную мышечную ткань.

Потом выяснилось, что она только по своим функциональным свойствам приближается к эмбриональной ткани, а вовсе не то, что она представляет собой остаток эмбриональной ткани.

Особенно интересно, что эмбриональные мышцы или мышцы в ранний постнатальный период относятся к вегетативным ядам так, как некоторые представители мускулатуры низших классов. В частности, если мы берем эмбрионов или очень молодых индивидуумов млекопитающих, то у них обнаруживается реакция на ацетилхолин, хотя у взрослых животных в этих же мышечных группах она не обнаруживается. Мало того, на самых ранних этапах развития на мускулатуре языка новорожденных крысят и других представителей млекопитающих можно обнаружить тономоторное влияние n. lingualis в тот период развития, когда n. hypoglossus не вызывает еще сокращения, и можно обнаружить этап, когда он начинает тормозить эти тономоторные эффекты, но сам сокращения не вызывает (А. Т. Худорожева).

Можно, таким образом, констатировать, что на некоторых этапах развития между нервами и мускулатурой существуют те взаимоотношения, которые у взрослых обнаруживаются только после перерезки моторного нерва.

Это заставило думать, что среди различных представителей мышечных волокон даже высоко организованных животных могут быть найдены отдельные группы волокон, которые будут иметь характер этих переходных или эмбриональных волокон.

Действительно, английским авторам Дюк-Эльдерам удалось показать, что мышцы, управляющие движениями глазного яблока, реагируют в норме на внутривенное введение ацетилхолина сокращением. Значит, в одном и том же организме можно обнаружить мышцы, реагирующие на ацетилхолин и не реагирующие на него.

Это обстоятельство заставило нас расширить круг наших исследований, и за последние годы удалось установить еще следующие важные факты.

Мускулатура мочевого пузыря лягушки представляет большой интерес в том отношении, что вокруг нее шли большие споры — иннервируется ли мочевой пузырь амфибий со стороны задних корешков или со стороны передних корешков, т. е. действует ли закон Bell-Magendie или нет. На этой почве вышли разногласия между Штейнахом, с одной стороны, и Ленгли и мной — с другой. Мы обнаружили моторную иннервацию мускулатуры мочевого пузыря у лягушек со стороны передних корешков. Штейнах же утверждал, что движения мочевого пузыря лягушки осуществляются только под влиянием задних корешков, что моторные волокна проходят по задним корешкам. Это расхождение во взглядах долгое время оставалось неразъясненным, и только мой безвременно погибший сотрудник В. Р. Сонин разобрался в этом вопросе.

Оказалось, что правы и Штейнах, и мы и обе стороны неправы. Действительно, сокращения мускулатуры мочевого пузыря лягушки могут быть вызваны и передними, и задними корешками. Следовательно, мы правы в том, что констатировали эти положительные факты, но неправы потому, что отрицали влияние других корешков.

Однако Сонину удалось показать, что протекание сокращений совершенно различно. В то время как передние корешки вызывают сокращения, сравнительно очень быстро достигающие кульминационного пункта и сравнительно быстро прекращающиеся после прекращения раздражения, под влиянием заднекорешковых волокон возникают сокращения с большим скрытым периодом и более затяжного характера. Мало того, оказалось, что если испытывается раздражение задних корешков непосредственно вслед за раздражением передних, задние корешки не вызывают эффекта. Требуется более или менее значительный интервал времени для того, чтобы можно было снова вызвать сокращения раздражением задних корешков.

Если же подряд, часто раздражать передние корешки, то этим исключается возможность вызвать эффект со стороны задних корешков. Иначе говоря, в нормальной мускулатуре мочевого пузыря лягушки обнаруживаются те взаимоотношения, которые характеризуют мускулатуру языка в первые дни после перерезки моторного нерва. Имеется способность реагировать на антидромные импульсы задних корешков, наряду с этим передние корешки вызывают свои эффекты, которые выражаются не только в том, чтобы вызвать сокращение, но и в том, чтобы воспрепятствовать антидромному моторному влиянию задних корешков.

Есть все основания утверждать, что тут мы имеем как раз ту переходную стадию, в которой мышца еще не потеряла способности реагировать на эффекты задних корешков, но уже приобрела способность реагировать на влияние передних корешков. У взрослой лягушки в зрелом организме мы констатируем функции, которые характерны для раннего этапа эмбрионального развития и которые могут быть получены в результате процесса обратного развития после перерезки нерва у млекопитающих.

Эти обстоятельства являются в высшей степени важными. Они дают возможность составить представление, что по мере врастания нервов эти нервы не только приобретают способность командовать и управлять мышечной тканью, но оказывают какое-то влияние на самый ход ее развития и приводят к какому-то новому состоянию. Выключение моторной иннервации ведет к возврату мышечной ткани на какой-то ранний этап развития.

Это не означает, что я утверждаю, будто можно весь процесс развития вернуть к исходному пункту. Тут речь идет об изменении функциональных свойств и именно о возврате функциональных свойств мышечного прибора примерно к тому этапу развития, который явился началом влияния нервного прибора. То, что под влиянием нервного прибора развилось в одну сторону, может пойти, при выключении нервного аппарата, в обратную сторону.

Чрезвычайно важно, что эти отношения констатированы нами не только для млекопитающих, но и для другого ряда организмов, стоящих на совершенно иной филетической линии. Особенно интересно то, что те же отношения мы констатируем в классе насекомых, которые занимают наиболее отдаленную от млекопитающих позицию.

Моя сотрудница А. К. Воскресенская в Колтушском институте произвела исследование мускулатуры целого ряда насекомых. Были исследованы мышцы саранчи — азиатской и египетской, затем жуков-водолюбов и носорогов.

Важно следующее. Если взять мускулатуру конечностей этих насекомых во взрослой стадии, то между насекомыми обнаруживается известное отличие. Попадаются насекомые, мышцы бедра которых носят характер тонических мышц, т. е. реагируют на ацетилхолин, и есть насекомые, мышцы которых на ацетилхолин не реагируют, так же как мышцы млекопитающих.

Если удалить ганглий соответствующего сегмента или перерезать нервный пучок, идущий от ганглия к мускулатуре бедра, то эта мускулатура приобретает способность реагировать на ацетилхолин. Причем в зависимости от того, с каким видом вы имеете дело, эта реакция на ацетилхолин может наступить через несколько суток (до 8) или через несколько часов, что свидетельствует о том, что, очевидно, в процессе развития это влияние нервной системы зашло более или менее далеко. Чем дальше оно зашло, тем более долгий срок нужно ждать, чтобы развился обратный процесс.

Оказалось, что при сравнении влияния на эти мышцы упомянутых выше трех ядов (ацетилхолина, пилокарпина и ареколина) вы констатируете такие отличия, но только не во взрослом состоянии, в стадии имаго, а в личиночной стадии, когда можно констатировать, что мускулатура того же вида реагирует на ацетилхолин, а у некоторых представителей и на ареколин, и на пилокарпин, тогда как в стадии имаго этой реакции нет.

Здесь подтверждается тот же закон, что в процессе как индивидуального развития, так и филогенетического развития можно обнаружить различные этапы прогресса нервно-мышечного прибора, который выражается

в том, что способность мышц реагировать на местные химические раздражения постепенно ограничивается, и все более и более углубляется способность мышц реагировать на моторный нерв; а моторный нерв приобретает все большее и большее право управления, устраняя полностью всякие наклонности к реакции на внешнюю среду и полностью подчиняя себе мышцы.

Ясно, что в истории развития различных функций моторной системы, выработки различных видов деятельности существенную роль играет вопрос, будет ли подчинена мышечная ткань одному хозяину или нескольким. Чем больше будет сконцентрировано влияние в нервном приборе, чем отчетливее будет подчиненность мускулатуры центральной нервной системе, тем точнее, определеннее будет протекать реакция. Не может быть конфликта между периферическими и центральными влияниями.

Главный интерес заключается в том, что эти различные разновидности мышечной ткани, как представленные различными мышечными волокнами одного и того же организма, так и одними и теми же волокнами, но на различной стадии онтогенетического развития, характеризуются не только своим отношением к химическим раздражителям, но и определенными функциональными, более тонкими свойствами в смысле отношения к электрическому раздражению и способности давать более или менее затяжное сокращение. А из этого вытекает и различная способность реагировать на тетанизирующие раздражения.

А. Г. Гинецинским и Н. И. Михельсон показано в одной из ранних работ, что представители тонических и нетонических мышц различно реагируют на частоту наносимых раздражений.

Основное отличие вкратце может быть охарактеризовано тем, что тонические мышцы при условии эзеринизации не только не ослабляют свое сокращение, но усиливают его и могут сохранять устойчивые тетанические сокращения, тогда как мышцы нетонические, не реагирующие обычно на ацетилхолин, под влиянием эзерина приходят в такое состояние, что относительно редкие сокращения дают пессимальную реакцию, т. е. приводят мышцу к расслаблению.

В работе А. К. Воскресенской на мышцах насекомых показано, что устранение нервного прибора ведет к возврату на более ранний этап развития еще и в том отношении, что мышцы начинают иначе относиться к частоте действующих раздражений на фоне эзеринизации. Все идет к тому, что мы имеем какой-то определенный путь, определенные закономерности развития нервно-мышечных приборов, которые повторяются в одинаковой форме, в одинаковой последовательности на различных филетических линиях, и мы вправе рассматривать эти закономерности как основные закономерности развития мышечного прибора.

В заключение я только хотел упомянуть, что А. Г. Гинецинскому и группе его сотрудников удалось эти наши представления развить дальше еще в одном направлении. Им удалось показать, что эволюционное развитие мышечной ткани и нервно-мышечных приборов стоит в связи с известным изменением в ацетилхолиновом хозяйстве, что имеются известные отличия, как в содержании ацетилхолина, так и в содержании холинэстеразы, которая обеспечивает быстрое разрушение ацетилхолина в тканях. Эмбриональные мышцы млекопитающих, тонические мышцы лягушки, а также глазные мышцы позвоночных отличаются высокой активностью холинэстеразы и высоким содержанием ацетилхолина. Нетонические мышцы лягушки и мышцы взрослых млекопитающих показывают низкую активность холинэстеразы и малое содержание ацетилхолина. Системати-

ческое исследование большого числа различных представителей гладкой и поперечнополосатой мускулатуры одного и того же организма обнаруживает ряд переходных форм, характеризующихся определенной величиной активности холинэстеразы. Перерезка моторных нервов ведет к повышению активности холинэстеразы некоторых мышц (Р. Г. Лейбсон, Н. И. Михельсон, Н. М. Шамарина, Е. Ю. Ченыкаева и др.).

С другой стороны, им удалось высказать и подтвердить предположение, что все эти изменения и превращения разыгрываются в той области мышечной ткани, где заканчиваются нервные волокна, а по учению Ленгли, носящей в себе специальную «рецептивную субстанцию», что область нахождения рецептивной субстанции у тонических мышц значительно шире, чем у мышц нетонических, и что в процессе возврата после перерезки нервов к периоду более раннего развития имеет место более или менее значительное распространение зоны рецептивной субстанции (А. Г. Гинецинский и Н. М. Шамарина).

Учение А. Г. Гинецинского, составляющее известное ответвление и уточнение тех представлений, которые были развиты всей нашей группой сотрудников, представляет большой интерес.

Я считаю долгом отметить, что взаимоотношения между моторной иннервацией и афферентной иннервацией на основе антидромного проведения позволили мне высказать еще некоторые теоретические соображения.

Мы видим, что, с одной стороны, имеется иннервация моторная, проделывающая известный процесс прогресса и все более и более подчиняющая себе поперечнополосатую мускулатуру, и, с другой стороны, имеется симпатическая иннервация, которая изменяет функциональные свойства и сохраняет навсегда эту регулирующую функцию. И, наконец, имеются заднекорешковые волокна, которые являются холинэргическими и напоминают парасимпатическую систему.

Если от поперечнополосатых скелетных мышц обратимся к сердечной мышце, то констатируем там два прибора: в симпатической системе — возбуждающий и в парасимпатической — тормозной, прекращающий автоматизм сердца, останавливающий сердечную деятельность и снижающий функциональные свойства мышцы сердца.

Если представить себе, что и сердечная мускулатура будет дальше прогрессировать и, подчиняясь тем же закономерностям, подвергаться дальнейшим изменениям, то в чем это должно выразиться? В том, что блуждающий нерв — именно тормозной нерв — на более позднем этапе развития приобретет способность вызывать сокращение сердечной мышцы. Нечто подобное мы имеем в лимфатических сердцах лягушки, где имеется автоматизм, но автоматизм не периферический, а центральный, обусловленный нервными центрами (симпатическими или парасимпатическими — сказать трудно). Но в отношении сердца нужно думать, что если оно приобретет когда-нибудь моторную иннервацию, то за счет тормозных волокон. Так говорит история развития всех остальных нервно-мышечных приборов.

И, наконец, последнее, на чем я еще хотел остановить ваше внимание, — это то, что смена автоматизма периферического на центральный прослеживается на целом ряде примеров. Мы имеем такую смену автоматизмов и у высших представителей позвоночных, например в дыхательной ритмике.

Но в данный момент важно другое. Я указывал, что удаление ганглия или перерезка нерва, идущего от ганглия к мышце бедра насекомого, вызывает в мышце способность реагировать на ацетилхолин. Должен указать, что у некоторых насекомых обнаружено еще одно явление:

мышца приобретает способность не только отвечать сокращениями на ацетилхолин, но начинает давать правильную спонтанную ритмику, т. е. обнаруживает автоматизм, сходный с автоматизмом сердца, а в мускулатуре млекопитающих тономоторный феномен тоже сопровождается неправильными фибрилляциями всей мускулатуры языка или мускулатуры скелетной. Если в скелетной мышце млекопитающих наступает только неправильная фибрилляция, то мускулатура насекомых дает фибрилляцию синхронизированную и запись получается такая же, как запись сокращений сердца лягушки. При этом условии механическое раздражение перерезанного нерва ведет к остановке этой ритмики. На некоторое время ритмика выключается, а затем снова восстанавливается, т. е. мы имеем картину совершенно такую же, как при иннервации сердца.



О МЕХАНИЗМАХ ПЕРЕСТРОЙКИ КООРДИНАЦИЙ [1]

До недавнего времени координационные отношения, существующие в центральной нервной системе и обеспечивающие планомерное выполнение тех или иных деятельностей, рассматривались как нечто постоянное и законченное. Мало того, во многих руководствах и статьях по физиологии фигурировали выражения: «центры рефлекторной деятельности», «центры координаций». Получалось впечатление, будто рефлекторная деятельность протекает сама собой, координация осуществляется отдельными аппаратами.

Современная физиология давно уже отошла от таких представлений. Координационные акты не являются чем-либо постоянным, фиксированным, раз навсегда данным, а представляют собой изменчивые явления, которые непрерывно в течение всей жизни организма с момента его зарождения, или, вернее, с момента возникновения рефлекторной деятельности, постоянно перестраиваются, уступая место новым координационным формам.

Наряду с этим отчетливо выяснилось, что отделять рефлекторный акт от координации и координацию от самого рефлекторного акта не только нет никаких оснований, но и невозможно. Всякий рефлекторный акт несет в себе определенную координацию, и координация возникает с момента возникновения рефлекторного акта. Речь идет только о большей или меньшей сложности координационных отношений и о большем или меньшем постоянстве их осуществления.

С этой точки зрения, конечно, чрезвычайно важным является выяснение вопроса о том, как складываются в том или ином моторном акте и в общей моторной деятельности целого организма те координационные отношения, которые мы улавливаем в данный момент, и каковы те механизмы, которые обеспечивают возможность замены одних координационных отношений другими. Этот вопрос может быть разрешен только при параллельном применении ряда методов исследования. Прежде всего нужно выяснить, в чем заключается сущность координационного акта, как осуществляется то, что, пользуясь ограниченным количеством мышечных пучков, центральная нервная система так направляет их деятельность, что организм избавлен от внешней механической борьбы антагонистических и вообще мешающих друг другу мышц, и все эти мышечные пучки в каждый отрезок времени работают, не препятствуя друг другу, и могут производить ряд последовательных движений без каких-либо затруднений при переходе от одного этапа к другому. Иными словами, необходимо выяснить, каковы те физиологические механизмы, которые

[1] Доклад на Второй сессии Академии медицинских наук СССР 31 октября 1945 г. (Москва). Труды Второй сессии АМН СССР, 1947; см. также в кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.

обеспечивают координированную деятельность, эту гладкую, налаженную планомерную деятельность мышечных пучков.

Вслед за этим встает вопрос, как возникает та или иная форма координации и какие она претерпевает изменения в течение жизни животного. Большой материал в этом отношении дает изучение координаций в процессе их формирования.

Еще в 1919—1920 гг. на вступительной лекции в Ленинградском медицинском институте (ныне им. акад. И. П. Павлова) я высказал мысль о том, что координационные отношения, существующие у современных зрелых, высоко организованных форм животных, можно понять, если использовать учение И. П. Павлова о возникновении и превращениях условных рефлексов.

Действительно, условный рефлекс представляет собой искусственно выработанный рефлекс, возникший по вашему произволу благодаря определенному сочетанию внешних раздражителей с той или иной деятельностью, являющийся выражением новой временной связи. И вы являетесь не только свидетелем, но подчас и виновником возникновения этой рефлекторной деятельности. Вы имеете возможность выяснить те закономерности, которые лежат в основе нового рефлекса и его взаимодействия с существовавшими ранее рефлекторными деятельностями. Вы являетесь свидетелем того, как перестраиваются существовавшие ранее отношения в связи с тем, что в общую сумму деятельностей включился новый рефлекс.

Таким образом, наряду со всеми другими значениями, которые имеет изучение условного рефлекса, оно является еще средством для изучения процесса формирования рефлекторной деятельности.

Второй метод, который позволяет нам вскрыть механизм возникновения и перестройки координаций, — это изучение выработки рефлекторной деятельности в процессе онтогенеза.

В последние годы у нас в стране, в частности в руководимых мной лабораториях, усиленно проводится изучение на первых этапах жизни — в эмбриональный и ранний постнатальный периоды — существующих, возникающих и изменяющихся координационных отношений.

Мы имеем возможность следить за рефлекторной деятельностью с момента ее возникновения, за процессом наслоения новых рефлекторных актов на прежние, существующие, можем наблюдать их взаимное вытеснение, устранение или суммацию и активирование и таким образом проникнуть в тайну образования координационных отношений.

Наконец, последним и наиболее старым методом является сравнительная физиология, которая дает возможность сопоставлять координационные отношения у различных классов и видов животных и таким образом создавать представление об усложнении координационных отношений в процессе филогенеза, о возникновении специальных механизмов, которые обеспечивают ту или иную перестройку координационных отношений.

Важность этой проблемы не требует особых пояснений. Несомненно, что не могло бы существовать никакого прогресса, если бы раз возникшие координационные отношения оставались неизменными, если бы мы имели дело с определенными, раз и навсегда фиксированными, наследственно закрепленными рефлексами и их координацией. Прогресс заключается именно в том, что при возникновении новых условий существования организм может приноравливаться к этим новым условиям существования и отвечать на падающие извне раздражения соответственными формами деятельности.

И мы видим, что в процессе филогенеза наиболее прогрессивные, совершенные, наиболее передовые организмы характеризуются тем, что у них все больше и больше остается резерва нервной системы, который может быть использован для возникновения новых свойств и новых координационных отношений.

На одних филетических линиях мы видим строгую наследственную фиксацию координационных отношений и постоянное их использование из поколения в поколение. Другая филетическая линия, высшим представителем которой является человеческий организм, характеризуется тем, что наследственно фиксируется именно способность к формированию новых видов деятельности, к устранению наследственных и использованию тех координационных отношений, которые являются новыми, соответствующими данным условиям и обеспечивающими возможность постоянного приспособления к новым и новым условиям.

Этим объясняется важность рассматриваемой проблемы. Я позволю себе изложить вкратце, в основных чертах, те физиологические механизмы, которые обеспечивают возможность возникновения и перестройки координации.

Начну с самых элементарных, основных положений, которые созданы И. П. Павловым и его школой при изучении условнорефлекторной деятельности, механизмов, обеспечивающих возможность укладывания в жесткие рамки нервной системы огромного количества деятельностей, вновь и вновь возникающих.

Иван Петрович показал, что образование условных рефлексов проходит через ряд этапов. Сначала возникают генерализованные условные рефлексы: если вы сочетаете какой-нибудь один раздражитель с существующей рефлекторной деятельностью, то соответствующую условнорефлекторную деятельность начинает вызывать целый ряд однородных раздражителей.

Условные раздражители одной модальности входят в связь с целой гаммой раздражителей, и только позже под влиянием особых процессов, основанных на выработке так называемого внутреннего торможения, происходит крайнее ограничение числа активных раздражителей, остальные становятся недействительными, перестают вызывать условнорефлекторную деятельность. По выражению И. П. Павлова, имеет место генерализация, затем наступает к о н ц е н т р а ц и я. Пути, проходимые для условнорефлекторного возбуждения, оказываются суженными, ограниченными. Концентрация происходит за счет активных тормозных процессов, возникающих во всех тех случаях, когда точность совпадения данного условного раздражителя с врожденной готовой деятельностью нарушается.

Следовательно, процесс генерализации и процесс концентрации представляют собой два первоначальных основных физиологических процесса, которые имеют место при формировании условных рефлексов.

В основе концентрации И. П. Павлов усматривает возникновение внутреннего торможения. Процесс образования внутреннего торможения является роковым, неизбежным следствием того обстоятельства, что не происходит фактического выхода возбуждения в конечные пути безусловного рефлекса, т. е. не создается условий для выхода возникшего в центральной нервной системе возбуждения в какие-то определенные, готовые, проторенные пути.

Во всех этих случаях процесс возбуждения сам переходит в процесс торможения и внутреннее торможение характеризуется именно тем, что оно вырастает из процесса возбуждения. Может иметь место и обратный

процесс — перехода торможения в возбуждение. Если мы присмотримся к тому, как происходит дальнейшее изменение рефлекторной деятельности, то убедимся в том, что может быть выработан отрицательный условный рефлекс на каком-нибудь акте, заключающем в себе тормозной компонент. В этом случае опять-таки имеет место сначала генерализованное вступление раздражителей, а затем концентрация, основанная на выработке противоположного процесса.

Как в первом случае возбуждение переходит в тормозной процесс, так во втором случае торможение переходит в процесс возбуждения. Мы не только можем себе представить, но и видим на каждом шагу случаи, когда генерализованное возбуждение концентрируется за счет торможения, и случаи, когда генерализованное торможение концентрируется за счет противодействующего возбуждения.

Мы имеем дело с явлением, которое в физиологии уже ранее получило название последовательной индукции, когда процесс положительного или отрицательного знака одного из двух проявлений нервной деятельности сам собой определяет переход в противоположное состояние. Эта последовательная, или сукцессивная, индукция играет очень большую роль во всех процессах формирования нервной деятельности.

Наряду с этим выступает другое явление. Всякое раздражение, нанесенное на тот или иной рецептор на периферии нашего тела, вызвав возбуждение рецептора, ведет к бомбардировке центральной нервной системы серией импульсов. Эти серии импульсов, придя в центральную нервную систему, не ограничиваются той непосредственной зоной, с которой связаны афферентные волокна, но иррадиируют широко и охватывают огромную область в центральной нервной системе. Этой иррадиации возбуждения и аналогичной ей иррадиации торможения противодействует другой процесс — процесс взаимодействия частей центральной нервной системы между собой, процесс, который называют одновременной, или симультанной, индукцией. Возбуждение, возникшее в одном месте, иррадиирует, захватывает все бо́льшую область центральной нервной системы и вместе с тем создает в более или менее отдаленных частях центральной нервной системы возникновение противоположных состояний. Так что каждый очаг возбуждения связан с одновременным возникновением в окружающих областях тормозного процесса и всякий очаг торможения ведет к возникновению процесса возбуждения.

Одновременная индукция положительного или отрицательного знака представляет собой очень важный элемент координационных отношений.

Этих механизмов, элементарных физиологических механизмов оказывается достаточно для того, чтобы понять очень многое в деятельности высших отделов центральной нервной системы.

Если мы теперь обратимся к анализу элементарных координационных отношений, которые находим в готовых уже рефлекторных деятельностях, то увидим, что и там фигурируют эти же процессы.

С времен И. М. Сеченова утвердилось положение о том, что в деятельности центральной нервной системы приходится считаться не только с явлениями возбуждения, но и с явлениями торможения. И, мало того, явления торможения носят не какой-либо случайный, отрывочный характер, а являются обязательным компонентом всякой координации. И. М. Сеченов представил очень много доказательств этого положения.

Это учение было развито в дальнейшем рядом представителей физиологической науки, но особенно выдающимся учеником Сеченова Н. Е. Введенским и Шеррингтоном. Было показано, что любой нервный акт заклю-

чает в себе одновременно элемент возбуждения и торможения. Как частный пример взаимодействия этих двух процессов можно привести деятельность антагонистических мышц, которые избавлены от механической борьбы, так как внутрицентральные отношения носят реципрокный характер и возбуждению центральных образований, связанных с одной деятельностью, соответствует тормозное состояние центров антагонистических мышц.

Следовательно, механическая борьба мышечных пучков на периферии оказывается замененной интрацентральной борьбой центров антагонистических мышц, благодаря их реципрокным взаимоотношениям.

Действительно, на каждом шагу мы можем убедиться, что рефлекторные акты, носящие характер флексий, обусловлены не только возбуждением центров флексорных мышц, но одновременно и торможением центров экстензорных мышц, и наоборот.

Таковы же отношения между абдукторами и аддукторами.

При анализе врожденных координационных отношений удается констатировать широкую иррадиацию возбуждения в центральной нервной системе. Раздражение любого афферентного нерва или любого участка воспринимающей поверхности нашего тела сопровождается очень широким распространением возбуждения в центральной нервной системе, с охватом иногда отдаленных отделов нервной системы и с вовлечением в деятельность таких мышечных групп, которые находятся в очень большом отдалении от основной группы, занимающей наше внимание.

Наряду с этим мы видим, что ряд других мышечных групп исключен из деятельности и возбужденное состояние одних центров сменяется их торможением, дающим возможность другим мышечным группам выполнить свое сокращение.

В этом явлении мы усматриваем, с одной стороны, постоянную генерализацию, широкое распространение процессов возбуждения, основанное на иррадиации возбуждения, и с другой — противодействие этому возбуждению со стороны тормозных процессов. И здесь мы имеем возможность уловить и явления одновременной индукции, и явления последовательной индукции, обеспечивающей смену рефлекторной деятельности, и явления концентрации на основе этих двух процессов.

Само собой понятно, что элементарное представление о деятельности нервной системы должно бы нас заставить думать, что эти явления иррадиации и концентрации должны носить простой линейный характер в том смысле, что наиболее близкие участки центральной нервной системы будут легче подпадать и под иррадиацию, и под индукцию.

И, действительно, в некоторых случаях, особенно при образовании условнорефлекторной деятельности, степень вовлечения в тот или иной процесс нередко определяется простыми линейными отношениями — ближайшие очаги подвергаются большему воздействию, чем отдаленные. Однако далее как в условной рефлекторной деятельности, так и особенно при анализе безусловных рефлексов мы видим возникновение совершенно новых отношений, являющихся результатом более или менее значительной обработки нервной системы. Именно эти простые линейные отношения очень скоро начинают уступать место определенным системным отношениям, которые выражаются в том, что в нервной системе создается определенная мозаика очагов возбуждения и торможения, создаются определенные мозаичные картинки, которые, постоянно сменяя друг друга, уступают друг другу место. И. П. Павловым и его сотрудниками создано представление о так называемой динамической мозаике нервной

системы, которая носит не постоянный, а вечно меняющийся характер. В зависимости от того, в какие условия мы поставим тот или иной индивидуум, какие сочетания раздражителей осуществим в течение его жизни, какие комбинации раздражителей ему предложим, мы можем создать в нервной системе ряд отдельных мозаичных картин, которые будут различными у разных индивидуумов и будут характеризовать особенности каждого данного индивидуума.

Наряду с этим при изучении врожденной рефлекторной деятельности мы наталкиваемся на такие же мозаичные картины, но более общего и стабильного характера, присущие не только отдельным индивидуумам, но и целой видовой группе. И здесь мы убеждаемся в том, что это не одна какая-нибудь мозаичная картина, раз навсегда данная, но что все время происходит известная динамическая смена взаимоотношений, очаги возбуждения и очаги торможения оказываются перепутанными, переплетенными между собой самым различным образом при той или другой координированной деятельности.

Возникает вопрос, что нам дает экспериментальное изучение нервной деятельности в смысле дальнейшего анализа формирования этих координаций и что дает изучение онтогенеза. В 20-х годах мне и моей сотруднице К. И. Кунстман удалось натолкнуться на явление, которое заставило нас признать неограниченность иррадиации при каждом двигательном акте.

Дело в том, что конечность, подвергшаяся перерезке чувствительных волокон, оказывается не парализованной, а подчиненной влиянию всех рефлексогенных зон, в отличие от нормальной. Если нормальная конечность реагирует только на раздражения определенных зон, то деафферентированная реагирует на все раздражения извне. В результате она оказывается вовлеченной во все рефлекторные и произвольные акты.

Следовательно, мы должны были признать, что широкая иррадиация процесса возбуждения имеет место при всякой деятельности. Мы имеем наличие процесса возбуждения во всех отделах нервной системы. Если внешнее проявление носит строго специализированный характер и подавляющее большинство мышц не участвует в том или ином движении, то это является не результатом отсутствия возбуждения, а результатом перекрытия возбуждения торможением. Следовательно, на каждом шагу мы имеем дело с распространением процесса возбуждения по всем отделам центральной нервной системы и с возникновением тормозного процесса, который концентрирует процесс возбуждения и дает возможность выявиться ему только в строго ограниченных путях.

Теперь посмотрим, что же дает нам эмбриология. Гинеколог Альфельд в Швейцарии показал, что у недоношенных плодов, преждевременно родившихся на свет, дыхательные движения совершаются с участием всех конечностей. И мы наблюдали, что деафферентированная конечность участвует своими движениями при каждом вдохе и выдохе. Затем М. А. Минковский наблюдал, что вся рефлекторная деятельность недоношенного плода носит сильно генерализованный характер и не имеет уточненности. Систематические наблюдения, которые были проведены у нас в лаборатории Колтушского института А. А. Волоховым и Е. П. Стокалич, показали, что процесс формирования рефлексов носит строго закономерный характер определенной последовательной смены отдельных этапов.

Сначала возникают небольшие очаги зрелой нервной системы, которые обеспечивают возможность возникновения мелких локализированных движений. По мере созревания нервной системы происходит постепенное

разрастание этих участков и усиление рефлексов в той или другой мере, что дает возможность перехода возбуждения с одних очагов на другие.

Сначала точно локализированные мелкие рефлекторные движения уступают место обобщенной деятельности, которая сводится к сокращению всей решительно мускулатуры на нанесенное извне раздражение. Эта ранняя генерализация проявляется в виде быстрых движений — вздрагиваний. Вслед за этим в связи с созреванием среднего мозга наступает вторая фаза обобщенной деятельности, но со значительным удлинением периода сокращения мышц — тоническая деятельность. Происходит безудержное сокращение мускулатуры, которое наступает при любом раздражении любого участка тела и приводит к длительному напряжению всей мускулатуры. На этом фоне снова начинается ограничение за счет установления тормозных процессов, и получается картина специализированных рефлексов. При этом мы видим обратный переход от генерализованной деятельности к деятельности локализированной, но уже с новым распределением взаимоотношений между местом раздражения и ответной картиной мышечной деятельности.

Постепенно происходит формирование рефлексов, носящих характер коротких фазических сокращений на том или ином тоническом фоне. Иногда наступает ритмическая деятельность.

Анализ этих явлений показал нам, что явление, установленное мной и К. И. Кунстман, носит не случайный характер. Выключение большого количества афферентных волокон, идущих от одной конечности, ведет к тому, что рефлекторные пути оказываются подверженными влиянию всех остальных афферентных дуг. Мы должны были высказать то положение, которое вытекало и из целого ряда других физиологических процессов, что все афферентные волокна, идущие к центральной нервной системе и приносящие серии импульсов с периферии, находятся в определенном взаимодействии, что эти серии импульсов не только возбуждают, но и тормозят нервные центры, ограждают их от влияния сторонних афферентных потоков, что принцип взаимодействия афферентных систем является доминирующим в деятельности центральной нервной системы. С наличием тех или иных афферентных систем связан тот или иной характер всей рефлекторной деятельности организма. И действительно, дальнейший анализ показал, что по мере того как возникают в онтогенезе отдельные афферентные системы, происходит определенная смена этапов функционирования нервной системы.

В настоящее время мы имеем, на основании наших исследований и исследований других лабораторий, ряд указаний на то, что каждая афферентная система, созревая и вступая в деятельность, ведет к значительной перестройке всей рефлекторной деятельности (П. К. Анохин, И. А. Аршавский, В. А. Винокуров, Б. Д. Кравчинский).

Мы имеем очень интересные примеры. Общая тоническая деятельность тех или иных животных организмов оказывается связанной с возникновением различных афферентных систем: у одних преимущественно от вестибулярного нерва и проприоцепторов двигательного прибора, у других от интероцепторов брюшных внутренностей, у третьих общий тонус мышц связан с раздражением легочного и дыхательного аппарата.

Мы имеем определенные указания на то, что внутрисосудистые рецепторы посылают по афферентным волокнам импульсы, которые не только участвуют в регуляции кровяного давления и дыхания, но и влияют на состояние активности центральной нервной системы, состояние готовности к работе скелетной мускулатуры.

Особенное значение приобретает сначала тригеминальная система, затем система кожных нервов всего тела, затем вступление блуждающего нерва и т. д. Каждый такой этап, связанный с возникновением какой-либо афферентной системы, представляет собой повод для перестройки координационных отношений.

Каковы же механизмы, которые эту перестройку координаций осуществляют?

Наряду с перечисленными механизмами интрацентрального взаимодействия афферентных систем существует целый ряд центробежных механизмов, которые этой перестройкой управляют. В этом отношении я должен указать на наличие целого ряда центральных аппаратов, управляющих состоянием как периферических нервных приборов, так и периферических рецепторов.

Я позволю себе напомнить вскрытую мной и моими сотрудниками и в настоящее время получившую широкое признание адаптационно-трофическую роль симпатической нервной системы. В симпатической и во всей вегетативной нервной системе мы имеем аппараты, которые, не вызывая деятельности скелетной мускулатуры, однако, в значительной степени определяют характер и степень участия ее в тех или иных деятельностях. За счет этой адаптационно-трофической иннервации, осуществляемой симпатическими и парасимпатическими и отчасти заднекорешковыми волокнами путем антидромного проведения, создаются условия для резкого изменения функциональных свойств периферических рецепторов и нервно-мышечных приборов, а также всей центральной нервной системы. Знаменитое сеченовское торможение, которое явилось первым доказательством роли тормозных процессов в деятельности центральной нервной системы, оказалось связанным с деятельностью симпатической нервной системы. Сеченовское торможение представляет собой случай торможения рефлекторной деятельности со стороны гипоталамуса при раздражении его кристаллом поваренной соли. Это торможение осуществляется через симпатическую нервную систему. При систематическом сравнении десимпатизированных конечностей с конечностями, сохранившими полную иннервацию, мы убеждаемся в том, что симпатическая нервная система является не только агентом, который может изменять функциональное состояние всех рефлекторных дуг, как анимальных, так и вегетативных, но является в основном стабилизатором, который препятствует резким колебаниям функциональных свойств под влиянием целого ряда внешних и эндогенных условий. Оказывается, что все десимпатизированные органы отличаются большой расхлябанностью и от минуты к минуте меняют свои функциональные свойства, становясь то чрезвычайно активными, то мало активными. Постоянный тонус симпатической системы держит эти колебания в очень узких рамках и обеспечивает стабильность рефлекторных актов.

Последний момент, на котором я позволю себе остановить ваше внимание, это те отношения, которые обнаружены мной и моими сотрудниками между вегетативной нервной системой и мозжечком. Как вы знаете, давно уже мозжечок охарактеризован как отдел центральной нервной системы, который обеспечивает нормальную координированную деятельность. Удаление мозжечка сопровождается целым рядом расстройств координации, которые обозначаются словами «атаксия», «атония», «адинамия», «астазия» и т. п., одним словом, целым рядом нарушений нервной системы, которые вместе взятые резко расстраивают координационные отношения.

Мы в настоящее время имеем возможность утверждать, что роль мозжечка в отношении скелетной мускулатуры основана на тех же механизмах, на которых основано влияние мозжечка на все внутренние органы, на все вегетативные процессы. Речь идет о механизме адаптационно-трофического влияния, которое характеризует симпатическую нервную систему. Мозжечок является высшим центральным образованием, которое ограждает организм от чрезмерного подчинения случайным внешним явлениям. Он создает известную стабилизацию по принципу, аналогичному деятельности симпатической системы, и, может быть, отчасти и через симпатическую систему. Вместе с тем, создавая готовность организма к тем или иным сдвигам, мозжечок может вызвать резкие перестройки.

Раздражение мозжечка в условиях острого или хронического опыта может повести к смене всех координационных отношений. Вся координированная деятельность может быть на известный период смыта. Подобно тому как мы счищаем мокрой тряпкой надпись мелом на доске для того, чтобы освободить эту доску для новой записи, так же точно под влиянием раздражения мозжечка могут быть в течение нескольких секунд легко смыты все координации: антагонистические мышцы начнут вступать в одновременную деятельность. Но что для нас чрезвычайно важно — мозжечок проявляет свою деятельность не только в виде воздействия на короткий, определенный срок, он оказывает длительное тоническое влияние как на нервные центры, так и на периферическую систему, в результате чего вся центральная нервная система является хронически измененной.

Чрезвычайно важным является то обстоятельство, что воздействие, оказанное со стороны высших отделов центральной нервной системы на нижележащие, не проходит бесследно и всякое воздействие со стороны коры головного мозга или со стороны мозжечка на нижележащие центры оставляет какой-то след, который, куммулируясь, может вести к стойкой хронической перестройке в центральной нервной системе. Чрезвычайно важно то обстоятельство, что самое влияние мозжечка на центральные образования, да и на периферические приборы, является очень сходным с тем образом влияния, которое для некоторых классов животных является основным.

И я позволю себе сделать предположение, что в процессе развития нервной системы позвоночных животных, в частности млекопитающих и человека, использованными оказываются два способа центрального воздействия на моторные аппараты. Один — это пусковой механизм, который определяет собой непосредственную деятельность и выполнение тех или иных сложных актов, основанных на функциональных структурах центральной нервной системы, и другой — суммарное воздействие на всю центральную нервную систему и периферические приборы, которое ведет к переустановке функциональных свойств и к созданию большей или меньшей готовности для выполнения того или иного моторного акта. И вот это воздействие, осуществляемое и на органах растительной жизни, и на периферической мускулатуре, и на периферическом нерве, и на низших отделах центральной нервной системы, и на самой коре головного мозга, является особенностью мозжечка и вегетативной нервной системы.

Мы, таким образом, получаем картину, которую можно грубо сравнить с картиной, имеющей место при игре на некоторых музыкальных инструментах. Всем хорошо известно, что пианисты пользуются, с одной стороны, клавиатурой, а с другой — педальной системой, которая дает возможность укоротить или удлинить время звучания и регулировать силу звучания, обеспечивает очень громкое выполнение музыкального произведения и,

наоборот, обеспечивает выполнение пиано. Вот такие механизмы, обеспечивающие ту или иную сторону деятельности инструмента, — это то, что мы имеем и в нашей центральной нервной системе. Мозжечок соответствует педальному аппарату, а большие полушария и сегментарный аппарат представляют собой клавиатуру. С участием этих обоих механизмов и благодаря постоянному взаимодействию афферентных систем, в большей или меньшей степени влияющих на эти два механизма, возможно, и осуществляются все те краткосрочные и длительные перестройки, которые характеризуют нашу нервную деятельность.



О ФИЗИЧЕСКОЙ КУЛЬТУРЕ[1]

Товарищи, физическая культура, так же как медицина, имеет и должна иметь в своей основе физиологию человека. Поскольку предмет физической культуры составляет в основном изучение моторных актов и использование этих актов с целью повышения здоровья человеческого организма, с одной стороны, и повышения наших возможностей в овладении окружающей средой, с другой, необходимо в основу физической культуры положить точное представление о деятельности двигательного аппарата.

Мы не можем в настоящее время ограничивать задачу физической культуры какой-либо одной из двух упомянутых сторон. И недаром уже издавна установилось подразделение физической культуры на два раздела: физическое воспитание и физическое образование. Эти понятия могут показаться устарелыми, по они никогда не могут устареть, потому что они охватывают значительную часть тех задач, которые стоят перед физической культурой.

С этой точки зрения и вопросы физиологии, интересующие руководителя физической культуры, распадаются на две категории явлений — изучение моторного акта как определенной деятельности организма, основанной на использовании координационных механизмов, и изучение этого же моторного акта как источника определенных восприятий, которые получает нервная система организма.

Для вас, конечно, совершенно понятно, что выполнение того или иного двигательного акта представляет собой чрезвычайно сложную картину, являющуюся результатом многовековой эволюции функций организма. Если мы примем во внимание основное положение современной биологии, что человеческий организм является продуктом очень сложного исторического прошлого, при котором различные деятельности наших отдаленных предков, совершенствуясь, постепенно превращаясь, уступали место все новым и новым формам и в конце концов привели к тому многообразию двигательных актов, которыми обладает современный человек, то станет понятно, что для работников физической культуры является существенно важным понимание всего этого исторического процесса.

Нельзя себе представить теперь правильного отношения к моторным актам и к управлению моторными актами, если не учитывать всей той сложной истории, которую проделала как мышечная, так и нервная система организма, прежде чем приняла те формы, которые характеризуют двигательные акты современного человека.

Таким образом, в основу изучения должен быть положен не только моторный акт в том виде, как он совершается сейчас, но должна быть

---

[1] Доклад в Институте физической культуры им. П. Ф. Лесгафта 22 апреля 1946 г. Публикуется впервые.

положена вся история превращений, которые проделала двигательная и нервная система до того, как образовались современные формы движения. При этом должны быть учтены все те взаимоотношения, имеющие место в организме, которые повели к тому, что моторный акт мог принять современные формы, что моторный акт, составляющий значительную долю всего жизненного процесса человеческого организма, оказался обеспеченным теми средствами, без которых он не мог бы быть выполнен.

И само собой понятно, что ограничить роль биологии в физической культуре только изучением моторного акта как такового было бы неправильно. Приходится считаться со всеми теми координационными отношениями, которые устанавливают приспособление всех систем и всех функций организма к выполнению двигательной задачи.

Таким образом, мы приходим к необходимости определенного сложного охвата целого ряда физиологических процессов, из которых одни являются непосредственными участниками моторного акта, а другие являются обеспечивающими функциями, дающими возможность моторному аппарату выполнить возлагаемую на него задачу. Нам приходится считаться с превращениями всех функций организма (дыхательной, аппарата кровообращения, выделительной и др.), направленными на то, чтобы двигательный акт, предъявляющий организму чрезвычайно высокие требования, в каждый данный момент был бы обеспечен соответствующими приспособлениями.

Само собой понятно, что в этой сложной системе взаимоотношений функций доминирующая роль должна принадлежать нервной системе в целом, которая не только обеспечивает самые координационные функции двигательного прибора, но и обеспечивает внутреннюю координацию отдельных систем, направленную на обеспечение сложных моторных актов.

Как показывают факты, в основе этих координационных отношений лежат импульсы, исходящие из самого моторного аппарата, передающие сигнал центральной нервной системе и приводящие к тому, что функции различных органов в каждый данный момент перестраиваются и устанавливаются на тот или иной новый уровень соответственно сложности и характеру выполняемого двигательного акта.

От этого мы дальше переходим к более сложному вопросу, вопросу о том, что двигательные акты, данные нам от природы, не являются конечной формой нашей двигательной работы и всякий организм животного, а в особенности человеческий организм, характеризуется тем, что он может врожденные формы двигательного поведения, врожденные двигательные акты перестраивать на новые формы и таким образом обеспечить себе возможность выполнения таких актов, которые не были знакомы даже ближайшим нашим предкам, и вместе с тем такие формы двигательных актов, которые являются принадлежностью только очень ограниченного круга людей и являются характеристикой их профессионального поведения.

Вот эта возможность перестройки координационных отношений и выработки новых двигательных актов, новых форм двигательного поведения составляет существенно важную сторону физиологии двигательного акта и должна занимать, конечно, внимание руководителя физической культуры.

Для выработки новых двигательных актов требуется чрезвычайно сложная координационная работа, основанная на использовании всех показаний наших органов чувств, в первую очередь тех органов чувств, которые заложены в самом двигательном аппарате и которые являются источни-

ками наших представлений о том, что происходит в нашем двигательном аппарате.

Эти показания нашего двигательного аппарата должны быть определенным образом координированы с показаниями других органов чувств, для того чтобы могли создаваться некоторые комплексы ощущений, новые двигательные представления, обеспечивающие возможность выработки новых форм координации, новых форм двигательного поведения.

Следовательно, при физиологической оценке тех вопросов, которые должны интересовать работников физической культуры и которые должны интересовать самого спортсмена или самого исполнителя тех или иных двигательных актов, нам приходится считаться с разнообразием физиологических процессов, каждый из которых занимает существенно важное место в общей картине и который не может быть выброшен из общей системы наших знаний.

Но отсюда становится ясным, что для физической культуры физиология требуется в неменьшем объеме и с неменьшей точностью, чем она требуется для медицины. Может быть, отдельные стороны физиологических процессов могут больше интересовать врача, чем работника физической культуры, но зато есть целый ряд вопросов, который может интересовать работников физической культуры больше, чем врачей. Создается определенная специфика вопросов, которая должна быть разработана с определенным расчетом на использование физической культуры как могучего средства не только обеспечения здоровья человека, но и освоения окружающего мира и использования своего организма в целях выполнения тех или иных предъявляемых жизнью задач.

В этом отношении провести границу между спортом и трудовыми процессами, между различными формами функциональных соотношений нет никакой возможности. Мы тут находимся как раз в той области знаний, которая в одинаковой степени необходима для того, чтобы правильно руководить как производственным процессом при выполнении тех или иных трудовых заданий, так и в случаях выполнения тех или иных гимнастических или спортивных упражнений для оздоровления организма или ради доставления ему различных форм физического наслаждения и удовольствия.

Последние десятилетия ознаменовались в области физиологии обнаружением таких явлений, которые в прошлом столетии еще совсем не входили в круг физиологических представлений. Вместе с тем эти достижения последних десятилетий до такой степени тесно связаны с вопросами моторики человеческого организма и до такой степени тесно связаны с интересами физической культуры, что я и позволю себе предложить вашему вниманию краткое освещение этих вопросов — чрезвычайно краткое, только для того, чтобы привлечь ваше внимание к ним.

Прежде всего нас должна интересовать физиология мышечной ткани и те вопросы, которые связаны с деятельностью самого мышечного прибора. В этом отношении мы за последние десятилетия обогатились целым рядом очень важных сведений, которые касаются как самого выполнения двигательных актов, так и истории развития мышечной ткани.

Я позволю себе остановить ваше внимание на тех представлениях о разнообразии мышечных волокон, которые мы сейчас создали на основании эволюционного подхода к изучению мышечной ткани.

Если несколько десятков лет тому назад говорили о трех видах мышечной ткани — о поперечнополосатых мышцах, гладких мышцах и в особую категорию выделяли сердечную мышцу, — то современная физиология

должна рассматривать каждую из этих трех категорий мышечной ткани как собирательное название, которое охватывает собой десятки, а может быть, и сотни разновидностей мышечных волокон.

Если мы возьмем, например, мышцу сердца, то даже в одном организме она представляет собой сложный комплекс мышечных волокон, из которых одни по преимуществу осуществляют функцию сокращения и выполнения механической работы (обеспечивают работу сердца как насоса), другие мышечные волокна, которые, обладая всеми свойствами мышечной ткани, свою сократительную функцию развили чрезвычайно мало, по преимуществу являются проводниками возбуждения с одних участков сердца к другим и вместе с тем являются местами образования сердечных импульсов, местами, где возникает первичное возбуждение сердца, обеспечивающее ему нормальную, ритмическую автоматическую работу, работу, не зависимую от внешних влияний.

У млекопитающих животных можно обнаружить три или четыре разновидности волокон сердечных мышц, из которых у одних преимущественно развита способность автоматизма, затем волокна, которые передают импульсы из этих первичных очагов на другие отделы сердечной мускулатуры, и, наконец, больщие массивные отделы мускулатуры, выполняющие большую механическую работу в ритме, обусловленном деятельностью первичного очага.

Гладкая мускулатура, из которой построена большая часть внутренних органов, тоже сейчас представляется нам как целая серия мышечных волокон, обладающих различными функциональными свойствами, отличающимися друг от друга как степенью наклонности к автоматизму, так и степенью силы, которую они могут развить, ритмом, в котором они осуществляют свою автоматическую деятельность, большей или меньшей длительностью сокращений — от минимальных, коротких сокращений вплоть до длительных, многочасовых сокращений.

Наконец, поперечнополосатая мускулатура. Еще недавно мы говорили о скелетной мускулатуре, предполагая, что все скелетные мышцы представляют собой совершенно одинаковые образования. Правда, уже в середине прошлого столетия возникло представление о том, что существуют две категории скелетных мышечных волокон — мышцы красные и мышцы белые, — но, по нашим современным представлениям, внутри одного организма мы имеем десятки разновидностей мышечной ткани, довольно существенно отличающиеся друг от друга по своим основным функциональным свойствам.

При этом удается обнаружить, что если взять всю совокупность мышечных волокон, встречающихся в живой природе, начиная от примитивных сократительных клеток и кончая наиболее развитыми формами поперечнополосатой мышечной ткани высших позвоночных и насекомых, то мы получим огромную скалу переходных форм от самых примитивных к все более и более усложняющимся, причем при эволюционном подходе к изучению этих мышечных волокон мы убеждаемся, что они представляют собой не что-либо застывшее и принявшее раз навсегда определенные формы, а являются именно переходными формами, в которых мы можем проследить самый процесс изменения функциональных свойств, перестройки функциональных свойств и постепенного прогрессивного движения от самых примитивных до наиболее совершенных и утонченных.

В чем выражается это прогрессивное движение, которое мы наблюдаем при эволюционном сопоставлении? Оно выражается прежде всего в количественных отношениях. Длительность сокращения, длительность латент-

ного периода, скорость реакции, величина вырабатываемого напряжения — все это может изменяться от одного представителя мышечных волокон до другого. При этом оказывается, что вы можете установить длинную скалу, охватывающую, вероятно, сотни отдельных представителей мышечной ткани, если сопоставите мускулатуру всего животного царства. Мало того, вы можете проследить в процессе эмбрионального развития, как в развивающемся организме сначала возникают мышечные образования, схожие с элементарными представителями каждой ткани, и можете проследить, как происходит изменение основных функциональных свойств, пока, наконец, та или иная мышца достигнет своей конечной формы, характерной для взрослого организма.

Но и этого мало. Нам удается показать, что путем воздействия на иннервационный аппарат мы можем вернуть мышечную ткань к более раннему этапу ее развития. Так, например, поперечнополосатые мышцы млекопитающих животных, в обычных условиях не обнаруживающие автоматизма, потерявшие свой автоматизм и всецело подчиненные импульсам, идущим по нервам, в случае перерезки моторного нерва через несколько дней приобретают способность реагировать на такие химические раздражители, которые в нормальных физиологических условиях не оказывают на них действия.

При этом у различных разновидностей можно видеть те или другие стадии этого обратного процесса развития вплоть до того, что у одних представителей вы уловите временное выявление ритмической деятельности — такой, какая является характерной для сердца. У других вы уловите способность развивать тоническое сокращение — такое, какого не развивает нормальная поперечнополосатая мышца. Мышца получает способность реагировать на целый ряд химических раздражителей, которые обычно не рассматриваются нами как раздражители мышечной ткани.

Но дальше оказывается, что возникает еще одно чрезвычайно важное обстоятельство. Поперечнополосатая мышца, лишившись своего моторного иннервационного аппарата, расширяет постепенно круг тех химических раздражителей, которые на нее действуют, и, оказывается, приобретает известную способность реактивности, которой она была лишена в нормальных физиологических условиях.

Сюда относится, в частности, способность сенсибилизации белковыми веществами. Давно был установлен факт, что введение в организм чужеродного белка ведет к явлениям аллергии, к явлениям повышенной чувствительности, в результате которой ткани организма начинают реагировать на ввод белка очень бурными реакциями.

Поперечнополосатые мышцы считались свободными от аллергических реакций. Оказалось, что мышца, за несколько дней до этого лишенная моторного аппарата, становится способной к аллергии. Она начинает принимать участие в общей аллергической реакции организма. И, что особенно для нас важно, оказалось, что эта аллергическая реакция ведет к еще большему возврату мышечной ткани на ранние этапы развития, так что поперечнополосатая мышца собаки или кошки может быть в течение нескольких дней возвращена на такую стадию развития, которая характеризуется универсальной реакцией на целые десятки химических раздражителей, т. е. мышцы приближаются к тому уровню развития, который соответствует сердечной мышце личинки миноги.

Это обстоятельство является чрезвычайно важным. Мы должны помнить, что в процессе эмбрионального развития и в процессе филогенетического развития разыгрываются одни и те же явления. И первоначаль-

ные зачатки сократительной ткани проделывают путь развития в более или менее длительные сроки — в филогенезе на протяжении тысячелетий, в онтогенезе на протяжении нескольких недель или месяцев, а в эксперименте с перерезкой и сшиванием нерва на протяжении нескольких дней и часов мышцы проделывают определенный путь прогрессивного или регрессивного развития.

Это является в высшей степени важным, потому что тут наряду с наличием определенного процесса развития мы наталкиваемся еще на специальную роль нервной системы. Мы обнаруживаем здесь, что этот исторический ход развития мышечной ткани и исторический ход изменения ее функциональных свойств в процессе филогенетического или онтогенетического развития с определенного этапа становится зависимым от нервной системы. С известного момента, когда нервный элемент врос в мышечную ткань, когда вросли туда двигательные нервные волокна, начинается спаренное развитие мышцы и нерва, и не может мышечная ткань развиваться, не подчиняясь нервной системе, равно как не может развиваться и нервная система вне влияния мышечной системы.

Это обстоятельство для нас является в высшей степени важным потому, что оно объясняет нам также и роль использования нашего двигательного аппарата.

Эмпирически давно известно, что выполнение той или иной мышечной деятельности является в высшей степени благотворным для организма, но мы до сих пор не учитывали этого. До сих пор еще нет научно обоснованного положения о том, что приток двигательных импульсов и вызов мышечного сокращения есть средство прогрессивного продвижения мышечной ткани на пути ее исторического развития. И что прекращение по той или иной причине притока моторных импульсов является одним из факторов, который заставляет мышцу отставать в ее развитии и возвращаться на более ранние стадии исторического развития.

Наряду с этим мы видим, что выполнение определенной мышечной работы в свою очередь отражается на нервном двигательном приборе — он прогрессирует в своем развитии, и от нервных волокон, иннервирующих гладкую мускулатуру, мы переходим к наиболее совершенным формам нервных волокон, которые управляют особо развитыми мышечными группами.

Вместе с тем наличие чувствительных приборов в мышцах и сухожилиях является источником огромного количества импульсов, которые идут к центральной нервной системе и определяют как трофическое влияние в отношении мышечной ткани, так и определенную нашу познавательную способность.

Второй момент, на котором я считаю необходимым остановить ваше внимание, это вопрос о двойной иннервации поперечнополосатых мышц. Я только что говорил о роли и значении иннервационного аппарата, приводящего мышцу в состояние сокращения. Как показали исследования последних десятилетий, в значительной степени исследования, произведенные в нашей стране, мы в настоящее время должны признать параллельное существование двух иннервационных аппаратов у всякого поперечнополосатого мышечного волокна.

Если до недавнего времени мы думали, что типичным представителем иннервационного прибора является моторный нерв, приводящий мышцу к сокращению, то в настоящее время мы считаем, что типичным представителем иннервационного аппарата является не иннервационный аппарат, вызывающий сокращение мышц, а иннервационный аппарат, управляющий

внутренним химизмом мышечной ткани и установлением ее функциональных свойств на том или ином уровне.

Эта мысль была высказана И. П. Павловым и в настоящее время является твердо и широко обоснованной.

Мы видим специальный иннервационный аппарат, приводящий мышечную ткань в деятельность только в поперечнополосатых мышцах. Все остальные виды мышечной ткани имеют иннервационный аппарат, неспособный вызывать мышечных сокращений. Мышечные сокращения осуществляются автоматически под влиянием местных химических и физических раздражителей, а иннервационный аппарат только поддерживает такое состояние в мышечной ткани, в котором она на данный комплекс химических и физических раздражителей будет отвечать более или менее легко, будет производить сокращение с большей или меньшей силой, с большей или меньшей частотой ритма.

Но что является для нас новым, это то, что такой иннервационный аппарат, который мы называем адаптационно-трофическим иннервационным аппаратом, является присущим и поперечнополосатым мышцам. Следовательно поперечнополосатая мышца приобрела в дополнение к адаптационно-трофическому аппарату специальный моторный аппарат. Внедрение этого моторного аппарата, функционального аппарата привело к тому, что мышца потеряла способность реагировать на местные химические раздражители, потеряла свой автоматизм и оказалась в полном подчинении у центральной нервной системы. Но из этого не следует, что она потеряла тот адаптационно-трофический аппарат, который управлял внутренним химизмом и управлял функциональным состоянием мышечной ткани.

Таким образом, наиболее совершенные формы мышечной ткани стоят под двойным контролем центральной нервной системы.

По одним волокнам, проходящим в вегетативной нервной системе, мышцы получают от центральной нервной системы импульсы, устанавливающие этот химизм на более или менее высоком уровне и обеспечивающие, таким образом, бо́льшую или меньшую функциональную способность мышечного волокна. Другие нервные волокна, моторные волокна, подавив автоматизм, вместе с тем точно определяют момент и степень сокращения, которое мышцы должны осуществить.

Соответственно этому должны были развиться и центральные образования. Мы в настоящее время хорошо знаем, что функциональная иннервация мышц осуществляется через посредство переднекорешкового волокна с передних рогов спинного мозга. Эти отделы в свою очередь находятся под влиянием высших отделов центральной нервной системы. В центральной нервной системе высших позвоночных эти отделы представлены в виде коры больших полушарий.

Адаптационно-трофический прибор, присущий вегетативной нервной системе, иннервируется с больших подкорковых узлов центральной нервной системы, главным образом из таламической области и из подбугровой области головного мозга.

Эти две системы должны быть как-то координированы между собой. Требуется, чтобы вегетативная иннервация подготовила в нужный момент скелетную мускулатуру к такому состоянию, при котором она могла бы безотказно отвечать на импульсы, для того чтобы работа ее совершалась с достаточной быстротой и четкостью. Между двумя отделами центральной нервной системы должно существовать определенное согласование. Мало того, если вегетативная иннервация поперечнополосатой мышцы

определяет собой интенсивность химических превращений, то понятно, что с этим должна быть координирована деятельность дыхательного прибора и аппарата кровообращения, для того чтобы поперечнополосатые мышцы могли свою задачу выполнять.

И действительно, мы наталкиваемся на такую картину. Недаром сложились так обстоятельства, при которых адаптационно-трофический аппарат относится к вегетативной нервной системе, к той самой нервной системе, которая управляет кровеносными сосудами, сердечной деятельностью и целым рядом функций органов внутренней секреции и органов пищеварения. Этой совокупной деятельностью вегетативной нервной системы обеспечивается нормальное хозяйство поперечнополосатых мышц, к которым моторный аппарат предъявляет только определенные требования.

Само собой понятно, что установление этих сложных взаимоотношений требует специальных установок и приборов. Мы обнаруживаем прежде всего существенно важную роль заднекорешковой иннервации, которая обеспечивает мышцам способность сигнализировать во все отделы центральной нервной системы теми или иными импульсами, в зависимости от того, в какой степени мышцы выполняют свою деятельность.

Как оказывается, вся эта совокупность деятельности проприоцептивного аппарата поперечнополосатых мышц приносится ко всем отделам центральной нервной системы и обеспечивает собой наиболее сложные формы иннервационных взаимоотношений. Для нас особенно важно, что высшими представителями этой проприоцептивной нервной системы или кинестетической нервной системы является два высших отдела головного мозга, именно, с одной стороны, большие полушария, которые имеют в себе такое же представительство всех других органов чувств, а с другой стороны, мозжечок.

Само собой понятно, что в истории эволюционного развития существенно важные изменения претерпела не только сама поперечнополосатая мышечная ткань, не только одни мышечные волокна проделали сложный путь развития, сложный путь развития проделала также центральная нервная система.

В этой центральной нервной системе особенно большой переломный момент составила та эпоха, когда сегментарно построенные организмы приобрели конечности, сначала в форме плавников, а затем в форме развитых ног, рук или крыльев и когда создалась определенная форма локомоций, основанная на использовании этих специальных конечностей.

Это привело к тому, что примитивные координации, обеспечивающие движение сегментарных организмов, не имеющих конечностей, должны были замениться совершенно новыми формами движения, основанными на использовании новых форм конечностей.

Второй чрезвычайно важный переломный момент, когда четвероногое животное перестало использовать четыре конечности для ходьбы, приняло вертикальное положение, перенесло опору на задние конечности, превратив их в нижние, а передние стало использовать с другой целью. Тут мы видим историческое раздвоение. С одной стороны, превращение передних конечностей в летательный аппарат у птиц и, с другой, превращение их в аппарат рук у высших представителей млекопитающих, что должно было, конечно, потребовать чрезвычайно сложной работы со стороны центральной нервной системы и вместе с тем обеспечить организму возможность создания таких форм движения, на которые наши четвероногие предки не были способны.

Мы должны себе представить, что когда-то в истории развития наших отдаленных предков произошли эти два существенных важных сдвига. Первый из них должен был потребовать от нервной системы создания таких координационных отношений, которые позволили бы этим четырем конечностям поддерживать тяжесть тела, поднимать это тяжелое тело на известную высоту, преодолевать тяжесть тела, не сгибаться под влиянием этой тяжести, для чего нужно удерживать определенный тонус в мускулатуре, обеспечить возможность определенной ориентации в пространстве, чтобы на фоне этой ориентации проделывать физические движения, обеспечивающие передвижение организма с места на место.

Тут сыграла большую роль специально выработавшаяся афферентная система, система нашего внутреннего уха и проприоцептивный аппарат самой двигательной системы, создавший ряд специальных рефлексов установочного характера, обеспечивающих правильное распределение тонуса между мышцами и создание фона, на котором разыгрываются отдельные рефлекторные акты.

Вы знаете, что существуют чрезвычайно сложные взаимоотношения между проприоцептивным аппаратом нашего двигательного прибора, с одной стороны, и органами внутреннего уха, именно вестибулярной его части, с другой стороны.

И вот настала другая пора, когда четвероногое животное поднялось на задние конечности и стало использовать их для локомоторных целей, а передние конечности стало использовать для выполнения ряда специальных актов. Ориентация головы в пространстве должна была сохраняться, не меняясь по отношению к туловищу. Ориентация конечностей по отношению к позвоночнику должна была измениться. Координационные отношения, существовавшие между передними и задними конечностями, правой и левой половины должны были измениться.

Если вы попробуете собаку заставить ходить на задних лапах, вы увидите, что она неизбежно проделывает движения и передними конечностями. У человека и даже у человекообразной обезьяны этот момент оказывается в значительной степени сглаженным, и человек может ходить как передвигая руками, так и держа руки неподвижно. Правда, в известном возрасте, на известных степенях возбуждения мы видим тенденцию включения передних конечностей в локомоторный акт, но это не обязательно.

Из этого вытекает, что в процессе эволюционного развития центральной нервной системы должны были сложиться новые координационные отношения, позволившие переднему плечевому поясу изолироваться от тазового пояса и осуществлять свою работу в независимом ритме. Это требовало от центральной нервной системы чрезвычайно существенных перестроек. И мы видим, что наряду с этими переделками, с возникновением новых координационных отношений идет прогрессивное развитие двух отделов центральной нервной системы: с одной стороны, больших полушарий мозга, как органа, непосредственно обслуживавшего перемену и изменение тех координационных отношений, которые заложены в сегментарном аппарате, а с другой стороны, развитие мозжечка, который параллельно с большими полушариями развивается и представляет собой существенно важный аппарат, обеспечивающий возможность этих перестроек координационных отношений.

В настоящее время наше знание обогатилось в том отношении, что мы поняли в значительной степени взаимоотношения между мозжечком и моторной системой, а также взаимоотношения между мозжечком и теми

вегетативными отделами нервной системы, которые обеспечивают питание и поддержание функциональных свойств поперечнополосатых мышц.

Мозжечок в настоящее время рассматривается как высший орган адаптационно-трофических функций. Все перестройки функциональных свойств, которые мы сначала констатировали для поперечнополосатой мышечной ткани, оказываются присущи всем возбудимым тканям нашего организма, в том числе органам чувств, вплоть до коры больших полушарий. Со стороны мозжечка идут импульсы, которые перестраивают функциональные свойства не только мышечной ткани, но и органов чувств и головного мозга. Сама поверхность больших полушарий головного мозга в своем функциональном состоянии находится в зависимости от мозжечка.

Мозжечок целым рядом путей — по вегетативным нервным волокнам, по заднекорешковым чувствительным волокнам (обратное проведение импульса от центра к периферии), посредством выделения определенных веществ — регулирует и стабилизирует функциональные свойства всех возбудимых тканей, вплоть до высших отделов центральной нервной системы.

При нарушении этого важного прибора мы констатируем такой распад координационных отношений, который характеризуется неспособностью или крайне ограниченной способностью приобретать новые формы поведения. Все старые формы поведения мышечной ткани, все старые координационные отношения выступают на сцену и сталкиваются друг с другом, обусловливая конфликт между ранними и поздними формами поведения.

В нормальных условиях дело обстоит так, что, выработав новую форму двигательного акта, мы этим самым подавляем ранее выработавшиеся координационные отношения. И только путем смены старых координаций новыми обеспечиваем себе возможность прогрессивного развития.

Но представьте себе, что у вас создались условия, при которых старые формы координационных отношений роковым образом врываются всякий раз в тот новый двигательный акт, который вы вырабатываете у себя. Понятно, что при этих условиях ничего благополучного получиться не может.

Эту картину мы видим у животных и у людей при поражении мозжечка.

Следовательно, в этом процессе, чрезвычайно существенном для нас, важная роль принадлежит импульсам, которые идут с мышечных волокон и которые направляются, с одной стороны, к коре головного мозга, для того чтобы создать там определенные двигательные представления и привести к выработке новых форм координации, а с другой стороны, направляются к мозжечку, который обеспечивает возможность подавления более ранних форм поведения и замены их более поздними формами.

С теми сложными взаимоотношениями, которые мы сейчас констатируем, обязательно нужно считаться всякому, кто поставил себе задачу изучения и использования двигательного акта для того, чтобы в своей дальнейшей деятельности можно было правильно использовать физические задатки, данные в организме, и для того, чтобы направление переработки двигательных актов и выработки новых форм поведения сделать не случайным делом, а вполне подчиненным определенным, научно установленным закономерностям.

Ввиду истечения времени, которое мне предоставлено, я на этом позволю себе закончить и только считаю долгом привлечь ваше внимание к тому, что двигательный акт представляет собой чрезвычайно пластическую функцию, что человеческий организм отличается от всех остальных животных организмов именно тем, что эта пластическая функция нервной

системы, эта способность перестройки координационных отношений, выработки новых форм поведения самых уточненных и утонченных, является исключительной способностью человеческого организма и что в этом процессе выработки новых координационных отношений существенно важная роль принадлежит тем чувствительным импульсам, которые исходят из самого двигательного аппарата. И что в этом процессе перестройки координационных отношений существуют два пути. Во-первых, акт имитации, на который способен человеческий организм, — способность повторять движения, воспринятые зрительным прибором. И существует еще другой, более высокий — способность оценивать те импульсы, которые исходят из двигательного аппарата при выполнении того или иного движения, на основании их строить определенные картины двигательного акта, определенный иннервационный импульс, этот иннервационный импульс связывать со словесными его обозначениями, со словесными символами и затем по общему принципу образования условных рефлексов вырабатывать у себя способность по словесному сигналу воспроизвести определенное двигательное представление и его вылить в определенный двигательный акт.

Эта последняя способность составляет исключительное достояние человеческого организма. Обезьяна, даже наиболее высокоразвитая, хотя и может имитировать наши двигательные акты, но объяснить обезьяне, чтобы она начала делать движения того или иного порядка, вы никогда не сумеете. Это исключительно особенность человека.

В задачу физической культуры входит не только обучение человека выполнению новых двигательных форм, но и обучение человека познанию своего двигательного прибора для постановки правильных иннервационных импульсов, связывания их с определенными словесными символами, для того чтобы перестройку координационных отношений производить не только имитационным путем, но путем сознательного управления своей двигательной системой.



ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ. [ЛЕКЦИИ] [1]

ЛЕКЦИЯ ПЕРВАЯ

Товарищи, я озаглавил беседу, которую сегодня должен провести «Вопросы эволюционной физиологии». Поступил я так умышленно, чтобы не связывать себя ни временем, ни частностями темы. Основная задача, которую я поставил перед собой, — показать на тех или иных примерах продуктивность эволюционного подхода к изучению физиологических явлений и показать, в какой мере эволюционный принцип оказывается приложимым к изучению физиологических отправлений.

Как вы все хорошо знаете, эволюционный принцип лег в основу всей биологии и особенное развитие нашел в морфологических науках. Что касается физиологии, то она до недавнего времени развивалась как-то вне существенного влияния эволюционной теории. Из этого не следует, что эволюционные взгляды были чужды всем представителям нашей науки. Наоборот, в отдельных случаях имелись попытки связать те или иные явления с картиной развивающегося эволюционного процесса.

Особенно много таких попыток было в практической медицине, в первую очередь в невропатологии, где целый ряд симптомов нервных заболеваний врачи еще в додарвиновский период старались объяснить с точки зрения явлений рекапитуляции. Надо сказать, что в области невропатологии делались даже довольно систематические попытки к тому, чтобы применить эволюционную точку зрения в трактовке развивающихся патологических явлений. Но в области экспериментальной физиологии систематического, планомерного применения эволюционного принципа не было, и мы вправе гордиться тем, что такой эволюционный подход в виде основной руководящей линии в работе возник у нас, в нашей стране, в советский период ее истории.

Как мы представляем себе эволюционную физиологию? В чем должны заключаться особенности эволюционного изучения физиологических функций?

Я представляю себе дело следующим образом. Всякая функция, которую мы наблюдаем на том или ином этапе существования тех или иных представителей животного царства, является результатом очень сложного пути. В результате этого сложного пути складывались определенные функциональные отношения, — с одной стороны, под влиянием наследственных свойств, с другой, под влиянием постоянно воздействующих экзогенных и эндогенных факторов, которые заставляли организмы приспосабливаться в своих функциональных отправлениях к все изменяющимся условиям. На протяжении многовековой истории животных орга-

---

[1] Две лекции, прочитанные 31 мая и 3 июня 1947 г. в Конференц-зале Академии наук СССР, г. Ленинград. Публикуются впервые.

низмов складывались определенные функциональные отношения, и мы не можем надлежащим образом понять современную картину функциональных проявлений и в особенности функциональных взаимоотношений между органами того или иного организма, если не постараемся вникнуть в историю возникновения этой функции и тех или иных функциональных взаимоотношений.

Мы должны искать пути к тому, чтобы проследить эволюцию той или иной функции и взаимоотношений между различными функциями одного и того же организма.

Нельзя думать, что существует какой-то синхронный путь развития функций. На нынешнем этапе существования животного мира мы встречаем организмы, у которых одни и те же функции находятся на различных уровнях прогресса. Мало того, внутри одного и того же класса мы можем встретить различных представителей животного царства, у которых одни и те же функции находятся на различных этапах прогресса. Мы можем пойти дальше и утверждать, что даже внутри одного и того же организма, внутри одного и того же индивидуума мы можем встретить представителей одной и той же ткани, которые находятся на различных уровнях эволюционного прогресса. Из этого вытекает предположение или гипотеза, что можно подойти к пониманию эволюции функций на основе сравнительной физиологии, в особенности если мы сравнительную физиологию будем понимать расширительно, т. е. не только сравнивать, как выполняется одна и та же функция у различных представителей животного царства, но даже одного и того же индивидуума рассматривать как носителя различных уровней эволюционного прогресса в разных тканевых элементах.

Разрешите пояснить несколько эту мысль. Если мы обратимся, допустим, к сократительным тканям, то мы действительно в организме любого млекопитающего, любой птицы можем найти сократительные элементы различного характера. Мы встречаемся с гладкой мускулатурой, мы встречаемся с мускулатурой сердечного прибора, мы встречаемся с поперечнополосатыми скелетными мышцами, и уже давно принято эти группы сократительных тканей в организмах высших позвоночных рассматривать как три различные отдельные группы. Уже старая физиология занималась проведением параллелей между функциональными свойствами, функциональными особенностями этих трех категорий мышечной ткани. Как мы должны смотреть на них в настоящее время? Есть основания думать, что они не только представляют собой качественно и количественно различные элементы мышечной ткани, но что между ними имеется и много общего, что они являют собой, может быть, представителей различного уровня эволюционного процесса и что возможны переходы одних видов мышечной ткани в другие.

Мало того, если мы возьмем поперечнополосатую мышцу, то обязаны ли мы считать все волокна поперечнополосатой мышцы за вполне однородные, вполне равноценные, или у нас есть основания думать, что и между этими мышечными волокнами, внутри одного мышечного органа могут существовать мышечные элементы, которые при тщательном функциональном исследовании покажут некоторые различия функциональных свойств и дадут возможность уложить их в известную скалу вариаций?

В настоящее время у нас имеется целый ряд оснований утверждать, что дело именно так и обстоит, что в отдельных представителях мышечной ткани современных высших позвоночных животных, в частности млекопитающих, мы уже находим целую гамму разных мышечных волокон.

Если мы обратимся к сердечной мускулатуре, то и там мы видим, что приходится признать существование нескольких видов мышечных волокон внутри сердечного прибора. То, что прежде называлось сердечной мышцей, есть собирательное название, которое охватывает несколько различных элементов. Мускулатура желудочков отличается от мускулатуры предсердий, мускулатура желудочков и предсердий отличается от мускулатуры венозных устьев, наконец, внутри этих основных отделов сердца мы находим специальные скопления своеобразной, так называемой атипической мышечной ткани, которая отличается целым рядом функциональных особенностей от основной массы сердечной мускулатуры. По меньшей мере четыре представителя мышечной ткани должны быть допущены внутри нашего сердечного прибора.

Когда мы обращаемся к гладкой мускулатуре, разве есть у нас какие-то основания утверждать, что гладкая мускулатура на всем протяжении животного организма одной и той же особи является абсолютно однородной? Нет, все данные говорят о том, что гладкая мускулатура пищеварительного тракта несколько отличается в своих функциональных особенностях от гладкой мускулатуры мочеполового аппарата, а последняя отличается от гладкой мускулатуры кожных покровов; а если обратиться к более детальному изучению хотя бы пищеварительного тракта, то мы находим очень существенные различия между гладкой мускулатурой сфинктеров и полых трубок; желудочная мускулатура отличается известными свойствами от мускулатуры кишечника и т. д.

Следовательно, есть действительно достаточно оснований для того, чтобы всю гладкую мускулатуру, так же как поперечнополосатую мускулатуру, так же как мускулатуру сердца, разложить на определенные ряды и составить уже целую скалу представителей мышечной ткани, которые ступенчато, понемножку отличаются друг от друга, а в целом дают огромный диапазон функциональных отличий.

Этот диапазон в значительной степени расширяется, если мы принимаем во внимание не только представителей родственных групп животных, берем не только млекопитающих, а и птиц, а затем рептилий, амфибий, рыб, затем переходим к различным представителям беспозвоночного царства и начинаем сравнивать их сократительные элементы, мускулатуру моллюсков, червей, кишечнополостных и т. д. и добираемся до наиболее высокоразвитых представителей беспозвоночного мира — насекомых.

Создается огромная гамма мышечных элементов, которые все характеризуются нами как мышечная ткань. Все они обнаруживают одни и те же основные функциональные свойства возбудимости, сократимости, проводимости, выполняют одну и ту же механическую работу в организме, но выполняют ее при различных условиях, под влиянием различных раздражителей, под влиянием качественно различных воздействий и количественно различных воздействий и выполняют ее с различными темпами, с различным механическим эффектом.

Тщательное сопоставление этих элементов представляет одну из важнейших задач эволюционной физиологии. Но этим дело не ограничивается. Если мы попытаемся выяснить, какие же основные черты характеризуют представителей мышечной ткани на различных уровнях развития, то придется поставить целый ряд вопросов. В чем заключаются эти отличия? Как одни и те же внешние воздействия влияют на эти мышечные образования? Как эти мышечные образования реагируют на одни и те же внешние воздействия? И можно будет составить себе представление о том, как

в процессе эволюции эти отношения изменялись и что является ранней формой функционирования мышечной ткани, что более поздней формой и в каком направлении идет эволюционный прогресс мышечных функций.

Этим, однако, дело не должно ограничиваться. Если мы обратимся к изучению функциональных особенностей тех или иных представителей мышечной ткани, то мы сразу же сталкиваемся с вопросом о взаимоотношениях между мышечной тканью и нервной тканью, потому что, как вы хорошо знаете, огромное число представителей мышечной ткани неспособно самостоятельно проявлять свою функцию, а требуют импульсов со стороны нервной системы.

Вся поперечнополосатая мускулатура млекопитающих и птиц, как вы знаете, функционирует только под влиянием импульсов, приходящих со стороны моторных нервов, со стороны двигательных нервов. Перерезан моторный нерв — мышца прекращает свою функцию, у нее нет поводов к тому, чтобы проявлять свою функцию.

Но это не общее правило. Мы встречаемся с целым рядом мышечных образований, которые осуществляют свою деятельность автономно, под влиянием присущего им автоматизма, т. е. под влиянием каких-то факторов, возникающих внутри самой мышечной ткани или под влиянием внешней химической среды, и совершенно вне импульсов, исходящих из каких бы то ни было нервных образований. Огромное число мышечных элементов, огромное число представителей мышечной ткани обладает этим свойством автоматизма, т. е. способностью производить свои сокращения под влиянием местных условий среды или внутренних условий, внутренней среды самих этих мышечных элементов, не нуждаясь в импульсах, приходящих со стороны нервной системы.

Что же, эти мышцы, работающие автоматически, и мышцы, работающие под влиянием импульсов из нервной системы представляют собой резко различные образования, ничего между собой общего не имеющие и с самого начала остановившиеся на каком-то определенном порядке выполнения своих функций? Или между ними должны иметься переходные формы, и мы должны рассматривать одну из этих двух форм деятельности как более раннюю, а другую как более позднюю?

Все данные, которые мы имеем в настоящее время, свидетельствуют о том, что в процессе развития мышечной ткани и в процессе развития нервной ткани создались какие-то определенные фазы, какие-то определенные эпохи, когда нервные элементы начали воздействовать на мышечные элементы, и результатом этого воздействия явился измененный ход развития мышечной ткани. Мышечная ткань, попавшая под влияние нервной системы, в дальнейшем развивается отлично от тех элементов, которые с нервной системой еще не связаны или еще не так долго находились под влиянием нервной системы.

Следовательно, сам процесс эволюции функций представляет собой не простую историю развития элементов мышечного класса или элементов нервного класса, а результат неизбежного взаимодействия их между собой. Раз нервная система столкнулась с мышечной системой, то и процесс развития мышечной системы идет иначе, чем если бы он шел сам по себе, и процесс развития нервной системы идет иначе, чем если бы он шел вне связи с развитием исполнительного органа.

Вот изучение этих взаимоотношений представляет собой опять-таки одну из важнейших задач эволюционной физиологии.

Теперь спрашивается: можно ли ограничиться одним только сравнительно-физиологическим путем, даже так широко понимаемым, как я сей-

час предложил вашему вниманию, т. е. путем изучения, с одной стороны, всех представителей животного царства, какие только доступны нашему исследованию, с другой стороны, путем охвата внутри каждого класса и даже внутри каждого индивидуума, каждой особи различных представителей мышечной ткани и изучения их функциональных особенностей в связи со степенью воздействия на них нервной системы?

Конечно, этот сравнительно-физиологический путь, наиболее старый в эволюционной физиологии, уже укоренившийся в течение десятков лет, является одним из самых могущественных приемов в изучении эволюции функций. Но он не является единственным и он не может разрешить нам всех задач в силу уже одной трудности охватить огромный материал, представляемый современным животным царством.

На помощь нам, так же как и в эволюционной морфологии, приходит другой прием, прием изучения эволюции функций в онтогенезе, т. е. в индивидуальном развитии каждого отдельного представителя животного царства. Если мы с момента зарождения жизни в оплодотворенной яйцеклетке, с того момента, как начинается дробление и дифференцировка ткани, начнем следить за возникновением той или иной функции и прослеживать ее изменения шаг за шагом в течение всего эмбрионального развития и затем в течение ранних периодов постнатального развития, послеродового развития, до того времени, когда можно будет организм назвать взрослым, мы получим возможность выяснить, каким образом та или иная функция складывалась. И в настоящее время в значительном уже числе лабораторий, как за рубежом, так и у нас в стране, начинаются систематические исследования развития той или иной функции в онтогенезе, в процессе эмбрионального и раннего постнатального развития.

Этот путь является для нас чрезвычайно важным и поучительным, потому что общий биогенетический закон заставляет нас признать, что все основные этапы эволюционного развития, проделанного организмами в их филогенезе, находят себе отражение в онтогенезе, что онтогенез в основных чертах повторяет то, что имеет место в филогенезе. И если принять во внимание, что продолжительность развития одних представителей животного царства занимает сравнительно очень короткий период времени, от нескольких дней до нескольких месяцев, то мы имеем возможность на протяжении таких коротких сроков проследить развитие функций, видеть прямо у себя на глазах, как изо дня в день, из недели в неделю, а иногда из месяца в месяц происходит изменение функциональных отношений и как созревает та или иная функция.

Эти два основных пути давно уже известны, и нам с ними постоянно приходится считаться. Но, к сожалению, до недавнего времени дело шло таким образом, что одни занимались сравнительной физиологией, другие занимались эмбриональной физиологией, третьи занимались изучением функций взрослого организма, остановившись на каком-то одном классе или даже на одном виде животных, и сопоставления этих данных в достаточной мере не производилось.

Я считаю, что можно говорить об эволюционной физиологии в истинном смысле этого слова только при условии, если одни и те же группы исследователей, охваченные одной и той же идеей, одной и той же задачей, берутся за изучение какой-нибудь функции обоими этими приемами и если данные сравнительной физиологии накапливаются, изучаются и трактуются на основе тех данных, которые дает эмбриональная физиология, физиология онтогенетическая, и если данные онтогенетической фи-

зиологии накапливаются, сравниваются и трактуются под углом зрения тех данных, которые даны изучением сравнительно-физиологическим. Только тогда оба эти метода исследования, сосредоточенные в одних и тех же руках, дадут свои результаты. Только тогда, когда функция одновременно изучается как в сравнительно-физиологическом аспекте, так и в аспекте индивидуального развития, создается ясная картина о том, как складывалась данная функция и как различные функциональные отношения сменяли друг друга, приведя в конце концов к тем конечным результатам, которые характеризуют нынешний этап существования тех или иных представителей животного царства.

К этому мы прибавляем еще третий путь изучения, который, однако, к сожалению, оказывается осуществимым только в сравнительно ограниченных областях. В качестве первого примера для изучения эволюции функций я останавливался на мышечном приборе и указывал на то, что этот мышечный прибор, различные виды сократительной мышечной ткани проделывают известный эволюционный путь и стоят в известных взаимоотношениях с нервной системой и нервная система не только управляет мышечной тканью, но и влияет на сам ход развития мышечной ткани и на весь процесс развития тех функциональных отношений, которые характеризуют зрелую мышечную ткань.

Этот вопрос может быть проверен еще одним, чисто экспериментальным путем. Этот путь заключается в умышленном, с экспериментальной целью, выключении влияния нервной системы, т. е. в разобщении мышечного прибора от тех центральных образований, которые его иннервируют, путем перерезки соответствующих нервов. Оказывается, что результатом такой перерезки, такого разобщения мышечной ткани от центральных нервных образований является не просто паралич мышцы, а очень сложный процесс возврата функций мышечной ткани к какому-то более раннему этапу эволюционного прогресса. Когда мы получаем полную дегенерацию мышечной ткани, то она уже нас мало интересует, потому что мышца при этом перестает, в сущности, быть мышцей. Но пока она проделывает этот процесс дегенерации, оказывается, что уже с первого момента перерезки нерва начинаются известные функциональные изменения в мышечной ткани: функциональные свойства мышечной ткани претерпевают далеко идущий процесс изменений, который в конце концов оказывается обратным ходом эволюционного развития.

Если мы создадим условия для того, чтобы нерв снова врос в мышцу, если мы сблизим концы перерезанного моторного нерва и дадим возможность за счет регенеративного процесса со стороны клеточных нервных элементов врасти новым волокнам в денервированную мышцу, то начинается обратный процесс: мышца, потерявшая свои функциональные свойства, снова приобретает те свойства, которые характеризуют сперва более ранний этап эволюционного процесса, а затем и свойства, которые характеризуют нормальную мышцу взрослого организма.

Таким образом, какой-то отрезок эволюционного процесса может быть нами прослежен в обратном направлении и снова в прямом направлении, и мы имеем тут возможность шаг за шагом следить, как вполне развитая, вполне сформированная, обладающая определенными функциональными свойствами мышца постепенно эти свойства теряет, возвращается к более ранним этапам, пока не дойдет до какого-то этапа, уже лишающего нас возможности дальше наблюдать. Но в связи с регенерацией нерва снова начинается процесс прогрессивного развития, и эта деградировавшая мышца опять начинает приобретать нормальные свойства, и мы имеем

возможность на протяжении более или менее значительного отрезка времени прослеживать нормальный процесс, который отражает собой картину истинной эволюции.

Этот третий прием является чрезвычайно выгодным во многих отношениях. Во-первых, он протекает в такие отрезки времени, которые вполне доступны для нашего использования. Процессы обратного развития разыгрываются на протяжении часов, на протяжении суток и недель, самое большее нескольких месяцев. Процесс реституции занимает опять-таки недели, месяцы, в некоторых, особо исключительных случаях — годы. И мы имеем возможность два раза проследить эволюционную картину в прямом и обратном направлении.

Само собой понятно, что кроме этой доступности наблюдения, кроме того, что мы тут по нашему заказу задаем эволюционному процессу определенный ход, направление в одну или другую сторону, что мы можем начать и закончить этот процесс обратного регрессивного или прогрессивного развития по нашему произволу, тогда, когда нам это угодно, и на том объекте, который нас интересует, тут вмешивается еще одно очень важное обстоятельство, которое является для нас решающим в условиях сравнительной физиологии и в условиях физиологии эмбриональной. На это обстоятельство обратил внимание английский физиолог Люкас. Он показал, что изучению эволюции функций в значительной степени мешает то, что различным представителям животного царства приходится существовать в различных условиях среды. Различные условия среды, воздействуя на организм, отражаются на эволюционном процессе, что не может не затруднять прослеживание естественного хода этого процесса. Затем организмы создают внутри себя внутреннюю среду, тоже различную, и, следовательно, когда мы изучаем какую-нибудь функцию, например функцию мышечного прибора в сравнительно-физиологическом аспекте, т. е. используя различных представителей животного царства, мы наблюдаем мышечные элементы в условиях различной внутренней среды, а это может явиться причиной того, что функциональные свойства покажутся нам несколько различными.

Когда мы обращаемся к эксперименту на животном, производим у него перерезку тех или иных нервов и выключаем какой-нибудь один небольшой орган из его связи с центральной нервной системой, мы сохраняем в основном внутреннюю среду организма неизменной и имеем возможность в одних и тех же условиях внутренней среды вести наблюдения над родственными, однородными мышечными или какими-либо другими элементами и сравнивать их функциональные особенности при равных условиях. Этот момент является, конечно, для нас чрезвычайно важным, потому что он дает нам возможность исключить целый ряд возражений, которые могли бы быть сделаны, если бы мы ограничивались одним только сравнительно-физиологическим путем исследования.

Так вот эти три приема вместе взятые дают нам довольно хорошие пути для того, чтобы составить себе известного рода представление об эволюции функций. Этими тремя методами мы в настоящее время пытаемся подойти к изучению различных функций организма.

В первую очередь мы остановились на мышечной ткани, на ее взаимоотношениях с иннервационными аппаратами. Этот же прием мы применяем к аппаратам не только локомоторной мускулатуры, но и мускулатуры внутренних органов, в частности к мускулатуре пищеварительного тракта; этот же прием мы применяем к железистым, пищеварительным аппаратам, к аппаратам центральной нервной системы; с помощью этого

приема мы наблюдаем в сравнительно-физиологическом аспекте изменения функции центральной нервной системы в связи с той или иной морфологической картиной эволюционного развития; мы применяем эмбрио-физиологический метод для изучения опять-таки физиологии центральной нервной системы, взаимоотношений частей центральной нервной системы между собой и тут же применяем и экспериментальный метод, производя разобщение отдельных частей центральной нервной системы для того, чтобы проследить те изменения, которые при этом наступают.

Само собой понятно, что при этих условиях мы уже подходим к оценке тех нарушений функций, которые следуют за выключением какого-нибудь отдела центральной нервной системы, за удалением его, допустим, удалением больших полушарий или удалением мозжечка, или за результатом сложных перерезок, которые разобщают части центральной нервной системы друг от друга, несколько иначе, чем прежде. Мы уже говорим не только о выпадении какой-нибудь функции, как это принято было до недавнего времени, а стараемся усмотреть в этих нарушениях не только выключение, но и известную перестройку функциональных отношений.

Мы хорошо знаем, что центральная нервная система подверглась особенно пышному расцвету в процессе эволюции и что сейчас еще наиболее энергичными темпами идут прогрессивные изменения в центральной нервной системе различных представителей животного царства. Мы должны себе представить, что по мере того как обособлялись более или менее значительные новые отделы центральной нервной системы, отделы старые должны были уступать свое место более поздним образованиям. Они должны были подвергаться их влиянию, должны были известным образом перестраиваться, и конечная функция представляет собой результат очень сложной борьбы между древними, ранними формами функционирования и более поздними надстройками, новыми наслоениями. Поздние этапы эволюционного процесса должны были подавить, подчинить себе и перестроить старые функции.

Отсюда возникает совершенно иной подход к трактовке тех последствий, которые возникают вслед за повреждениями, перерезками центральной нервной системы и дают нам сложную картину изменения функциональных отношений.

Если бы мы ограничивались вопросом, что выпало, что осталось, то мы крайне сузили бы свой методический прием оценки явлений, мы упустили бы из виду, что выпадение одной функции связано не только с сохранением других функций, но и с возвратом этих сохранившихся функций к каким-то более ранним формам проявления. Конечная картина результатов повреждения центральной нервной системы представляет собой чрезвычайно сложный процесс. Наряду с выпадением одних функций выступает на сцену освобождение, раскрепощение от прежних отношений тех функциональных проявлений, которые ранее являлись доминирующими и которые в обычных условиях существования организма являются маскированными на всю жизнь.

Это обстоятельство дает нам возможность привлечь в пользу эволюционной физиологии также огромный клинический материал, который характеризуется именно тем, что различные патологические процессы разрушают те или иные отделы центральной нервной системы. При этом происходят определенные травматические повреждения, которые создают разобщения гораздо более тонкие, гораздо более сложные иногда, чем те, что мы можем произвести в нашем физиологическом эксперименте. А глав-

ное — происходят эти разрушения в той центральной нервной системе, которая физиологическому эксперименту в буквальном смысле слова не подвержена, именно в человеческом организме. И, следовательно, на помощь экспериментальной физиологии должна быть привлечена клиника, которая, изучая неизбежные последствия роковых обстоятельств, представляется нам как бы образцом случайно возникшего эксперимента, естественного эксперимента и притом эксперимента чрезвычайно сложного и тонкого, который благодаря своему разнообразию может дать нам гораздо больше, чем эксперимент, искусственно проводимый и обычно односторонний.

Чрезвычайно важным является то обстоятельство, что данные клинического наблюдения действительно во многих случаях вскрывают нам чрезвычайно сложную картину взаимоотношений различных отделов центральной нервной системы между собой и взаимоотношений между центральной и периферической нервными системами, между нервной системой и иннервируемыми ею рабочими аппаратами. И сопоставление этих клинических материалов с данными тех трех форм лабораторного изучения, о которых я говорил раньше, дает нам возможность составить довольно ясную картину о тех линиях прогресса, которые имели место в эволюционном процессе.

Разрешите от этих общих соображений, которые я развил, перейти теперь к несколько более конкретному освещению вопросов эволюционной физиологии. Я позволю себе для начала остановить ваше внимание на том объекте, о котором уже много говорилось в предыдущей части, именно на мышечной ткани и ее взаимоотношениях с нервной системой.

Какие у нас возникают представления теперь о процессе эволюции нервно-мышечного прибора, какими фактами они подтверждаются или, вернее, из каких фактов они вытекают и к каким, если можно так выразиться, физиологическим перспективам, физиологическим предсказаниям они нас приводят?

Конечно, научное исследование интересно тогда, когда оно является не только простым собранием и описанием фактов, а когда есть возможность на основе собранных фактов сделать известные выводы, и еще более интересным оно становится тогда, когда эти первоначальные выводы, основанные на точных фактах, дают возможность сделать известные предположения, известные предсказания, по которым уже дедуктивным путем мы идем к отысканию новых фактов. Это постоянное параллельное использование индуктивного и дедуктивного методов исследования представляет собой, конечно, наиболее совершенный прием научного исследования и наиболее интересный. В естествознании, само собой разумеется, индуктивному методу принадлежит огромное место, и современное естествознание не могло бы существовать, если бы ему не предшествовал многовековой период накопления фактов, сопоставления этих фактов и постепенного вывода из этих фактов тех или иных заключений. Но сейчас мы уже находимся на таком этапе развития, что иногда представляется возможным на основе существующих уже фактов, на основе существующих уже теоретических представлений делать некоторые предсказания, догадки относительно того, чего можно ожидать в той или иной категории явлений, и ставить эксперимент уже для того, чтобы получить ответ на вопрос о правильности этого предсказания. Этот этап мы сейчас уже и переживаем.

В частности, если мы обратимся к вопросу о мышечной ткани, о функциональных особенностях различных представителей мышечной ткани

и о взаимоотношениях ее с нервными приборами, то тут вскрывается как раз целый ряд возможностей для того, чтобы с одной стороны, делать выводы из естественно наблюдаемых фактов и, с другой стороны, ставить специальные эксперименты, с помощью которых можно было бы отыскать новые факты, подтверждающие наши теоретические предположения.

Как вы знаете, имеются различные представители мышечной ткани. Возьмем элементарного представителя мышечной ткани — гладкую мускулатуру; различные виды сердечной мускулатуры; мускулатуру локомоторную, скелетную — поперечнополосатую. Я уже указывал, что одной из характерных особенностей локомоторной мускулатуры высших позвоночных животных является полное подчинение этой мускулатуры воздействиям со стороны нервной системы, полное отсутствие способности автономно или автоматически работать. Всякая локомоторная мускулатура высших представителей животного царства производит свои сокращения и выполняет ту или иную механическую работу только под влиянием импульсов, исходящих из центральной нервной системы и приносимых к мышце по системе нервных волокон, которые принято обозначать словами «моторные нервы», «двигательные нервы», «соматические нервы».

С другой стороны, мы встречаемся с мускулатурой сердца, с мускулатурой пищеварительного тракта и с различными другими представителями гладкой мускулатуры внутренних органов, которые могут производить свою, характерную для них деятельность вне связи с центральной нервной системой. У низших позвоночных, у холоднокровных можно просто иссечь сердце, поместить его на стеклышко, и оно продолжает свою автоматическую работу в виде правильных ритмических сокращений, сокращений, протекающих координированно и в определенной последовательности — от синуса, от устья крупных вен к предсердиям, от предсердий к желудочку, с определенными интервалами и в строго определенной последовательности. У большинства холоднокровных наблюдается очень определенный, очень узкий круг частот, с которыми происходят эти ритмические сокращения, но всегда они идут в определенной последовательности — от венозных сосудов к предсердиям, от предсердий к желудочку, от желудочка к артериальной системе. Они охватывают очень значительное количество отделов, но всегда протекают автоматически и могут осуществляться при полной изоляции этого сердечного прибора или сосудистой трубки от организма, вне всякой связи с центральной нервной системой, тогда как локомоторная мускулатура тех же представителей холоднокровных животных не способна производить какую бы то ни было работу, пока не будет получать импульсы со стороны центральной нервной системы по моторным нервам.

У теплокровных, как у птиц, так и у млекопитающих, можно также наблюдать эту автоматическую деятельность изолированного сердца и изолированных гладких мышечных органов, если поставить их в надлежащие условия температуры, снабжения кислородом, орошения или отмывания продуктов жизнедеятельности; в некоторых случаях требуется дополнительная подача питательных веществ в виде глюкозы, буферных веществ для того, чтобы поддержать реакцию среды на нужном уровне. Вот при соблюдении этого ограниченного числа вспомогательных факторов можно часами и сутками наблюдать автоматическую деятельность изолированного органа.

Этого не бывает с поперечнополосатой мышцей. Сложились представления, которые составляют классическую, так сказать, физиологию нервно-

мышечного аппарата, рассматривающие поперечнополосатую скелетную мышцу, локомоторную и участвующую в различных рабочих движениях у человека, как мускулатуру, подчиненную так называемой соматической иннервации, иннервации, исходящей из центральной нервной системы в виде моторных нервов по передним корешкам спинного мозга. Для области головы соответственные нервные пути выходят по некоторым черепно-мозговым нервам, по аналогам передних корешков спинного мозга.

Спрашивается: что же, автоматически работающие органы свободны от какого бы то ни было влияния нервной системы? Уже давно, с 40-х годов прошлого столетия установлено, что сердце лягушки, а как потом оказалось, и сердца других животных находятся под контролем двух нервных пучков: одного, исходящего из продолговатого мозга (это система блуждающего нерва), и другого, исходящего из спинного мозга и образующего особый пограничный ствол, именуемый симпатической нервной системой. Ветви этого пограничного ствола иннервируют различные внутренние органы, в частности сердце и мускулатуру пищеварительного аппарата. Оказывается, что анатомически имеется известная связь между системой блуждающего и системой симпатического нерва, подтверждающаяся и физиологическим экспериментом.

Братья Вебер в 40-х годах прошлого столетия показали, что раздражение блуждающего нерва тормозит работу сердца, ослабляет сердечные сокращения, замедляет ритм сердца, а при более или менее сильном раздражении вызывает полную остановку сердечного ритма, заставляя сердце прекратить свою автоматическую деятельность на некоторый отрезок времени. Прекращается раздражение, и сердце некоторое время, более или менее длительный отрезок времени, измеряемый долями секунд или секундами, может еще стоять, а затем снова продолжает работать.

Раздражение волокон симпатической нервной системы оказывает обратное влияние, оно вызывает учащение и усиление сердечных сокращений.

Следовательно, приходится говорить, что имеется регулирующая иннервация, которая необязательна для работы сердца, потому что работа сердца осуществляется автоматически. Эта регуляция осуществляется двумя путями: одна группа волокон вызывает угнетение автоматизма, другая группа вызывает усиление автоматических движений, учащение автоматического ритма.

Когда мы обращаемся к гладкой мускулатуре пищеварительного тракта, то там мы видим такую же картину: изолированный кишечник, вынутый совсем из организма, помещенный в подходящую среду с подходящей температурой, газовым составом, с наличием известных буферных веществ, может часами производить различные типы движений: перистальтические, маятникообразные, ритмическую сегментацию, — одним словом, все те формы двигательной работы, которые характерны для нормальной кишечной трубки.

Желудок, вынутый из полости живота, помещенный в надлежащие условия, может производить еще более сложную работу, которой дают название «перистоле». Она характеризуется тем, что от нижнего отрезка пищевода через кардиальную часть желудка пробегает перистальтическая волна, распространяющаяся по всей большой кривизне желудка и доходящая до так называемого преддверия. У этого преддверия происходит сокращение группы косых мышц, которые перекручивают желудок, придают ему форму песочных часов, а затем происходит систолическое

суммарное сокращение всей выходной части желудка. Такой сложный координированный акт может ритмически совершаться изолированным желудком в условиях искусственной среды.

Но из этого не следует, что нервный прибор, который иннервирует желудок, не имеет никакого значения. Мы хорошо знаем, что волокна блуждающего нерва, подходящие к желудку, могут резко усиливать его сокращения и усиливать перистальтику; с желудка перистальтика может распространиться на кишечник и весь кишечник привести в состояние бурной активности, хотя сами волокна блуждающего нерва дальше желудка и начальной части двенадцатиперстной кишки, по-видимому, не распространяются.

С другой стороны, волокна симпатической нервной системы, представленные чревным нервом, n. splanchnicus, оказывают обратное влияние: раздражение этого нерва вызывает временную остановку или ослабление движений кишечника, оказывает явно тормозное влияние.

Можно эти факты проверить не только в форме искусственного раздражения этих нервов, а и в форме перерезки. Если перерезать блуждающий нерв, наступает полный временный (на несколько дней или неделю) паралич кишечника: кишечник остается неподвижным или малоподвижным, что в некоторых случаях у животного сопровождается тяжелейшими запорами. Наоборот, если перерезать все симпатические нервы, идущие к кишечному тракту, у животного наблюдается бурная перистальтика в силу перевеса влияния блуждающего нерва; эта перистальтика может выразиться внешне заметными поносами животного. Если вы перережете и блуждающий, и симпатический нервы, произведете полную денервацию желудочно-кишечного тракта, он благополучно работает под влиянием своего автоматизма. Он, может быть, не так легко приспосабливается к новым условиям существования, но во всяком случае не дает таких резких отклонений от нормы, которые могли бы повести к гибели животного.

На основе этого есть даже предложение в известных случаях повреждения центральной нервной системы, когда одна иннервация оказывается выпавшей, а другая сохраненной, и это нарушение соотношений, нарушение баланса между положительными и отрицательными влияниями оказывается резко выраженным и вредит организму, полностью денервировать пищеварительный тракт и предоставить его собственному автоматизму. Предложение весьма рациональное, которое, конечно, сейчас на первых порах еще смущает всех и не так легко может быть внедрено, но я думаю, что с течением времени оно, вероятно, приобретет известную силу и, может быть, принесет немалую пользу страдающим людям.

Наличие известного автоматизма, проявляющегося в той или иной форме, но чаще всего в форме ритмической деятельности, характеризует гладкую мускулатуру, характеризует мускулатуру сердечную. При наличии автоматизма, однако, существует особый способ иннервации, который не вызывает активных сокращений мышцы, не является причиной мышечных сокращений, является необязательным для работы органа, но который вместе с тем оказывает существенно важное влияние в форме активизирования или угнетения наличного автоматического акта. Принято было называть такую иннервацию регуляторной. Когда ближе подошли к тому, что же представляет собой эта регуляция, на чем она основана, это название изменилось.

Еще в 80-х годах прошлого столетия, одновременно у нас в Петербурге И. П. Павлов и в Кембридже Гаскелл, работая на различных объектах

(Павлов — на сердце теплокровных животных, млекопитающих, в частности на собаке, а Гаскелл — на сердце холоднокровных — лягушки, черепахи и крокодила), пришли к очень близким заключениям. Они оба представили себе, что это регуляторное влияние блуждающего и симпатического нервов на сердце нужно рассматривать как влияние на основные функциональные свойства. Они представили себе, что функциональные свойства мышечной ткани меняются под влиянием нервных импульсов.

Надо вам напомнить, что Гаскелл является автором миогенной теории сердечных сокращений. Гаскелл был первым, кто высказался за то, чтобы автоматизм сердечной мышцы считать автоматизмом мышечным, что сама мышечная ткань сердца, определенные ее отделы обладают резко выраженным автоматизмом, а все нервные элементы, которые находятся внутри сердца, он относил к регулирующей нервной системе. У него и сложилось представление, что функциональные свойства сердечной мышцы являются изменчивыми, они могут изменяться под влиянием нервных импульсов. Симпатический нерв он назвал аугменторным, или усиливающим, повышающим нервом, а блуждающий нерв, так же как и Веберы, назвал угнетающим, тормозящим. Я должен подчеркнуть, что Гаскелл дал мировой физиологии такие представления, которые сейчас для нас, сторонников эволюционного изучения физиологии, относятся к числу исходных представлений. Именно Гаскелл первый подчеркнул то обстоятельство, что наличие нервных элементов внутри сердца вовсе не обязывает нас к признанию того, что автоматизм сердечного прибора обязан этим нервным элементам. Гаскелл первый высказался за то, что сама мышечная ткань, определенные виды мышечной ткани могут обнаруживать автоматизм и производить автоматически свою работу. Гаскелл первый высказался за то, что в сердечной мышце лягушки и черепахи нужно признать наличие мышечной ткани различных функциональных свойств, причем он мускулатуру с отчетливо выраженной поперечной полосатостью, мускулатуру предсердий и желудочков считал типичной сердечной мускулатурой, а мускулатуру синуса назвал «эмбриональной мускулатурой». Этой эмбриональной мускулатуре он приписывал особую наклонность к автоматизму и считал, что синус лягушечьего сердца является источником сердечного автоматизма, сердечных сокращений, именно потому, что его наклонность к автоматизму значительно резче выражена, чем в других отделах сердца. Это понятие эмбриональной мышцы, которая, по Гаскеллу, должна была сохранить эмбриональную наклонность к автоматизму, он ставил во главу угла.

С течением времени уже последователи Гаскелла, присоединившиеся к нему, начавшие его поддерживать, отказались от названия «эмбриональная мускулатура» и заменили его названием «атипичная мускулатура». От этого ничего ни мускулатура, ни мы не приобрели, а очень много потеряли, потому что то, что было особенно существенно во взглядах Гаскелла (что резко выраженный автоматизм представляет собой характерное свойство эмбриональной мышцы), оказалось забытым. Слово же «атипическая» физиологии ничего не прибавляет.

Эта атипическая или, по Гаскеллу, эмбриональная мышца, расположенная в области синуса лягушечьего сердца, потом была обнаружена и в мускулатуре сердец высокоорганизованных млекопитающих в виде специальных узлов Кейт-Флака, в виде проводящих путей, соединяющих отдельные части сердечного аппарата друг с другом. Вся эта проводящая система сердечной мускулатуры и построена из так называемой эмбрио-

нальной мышцы или атипической мышцы, значение которой впервые раскрыл Гаскелл.

Что же теперь из этого следует? Значит, уже в сердце мы находим эмбриональную или атипическую мускулатуру с резко выраженным автоматизмом, мускулатуру предсердий, в которой этот автоматизм очень слабо выражен, и мускулатуру желудочков, где автоматизм в норме практически отсутствует или, если он не отсутствует, то является подавленным тем, что над ним сидит мускулатура предсердий, а над мускулатурой предсердий сидит атипическая мускулатура с резко выраженным автоматизмом. Само собой понятно, что тот орган, который обладает наиболее резко выраженным автоматизмом, своим автоматизмом и понуждает к действию другие отделы и последние занимают подчиненное положение.

Теперь представьте себе, что в некоторых органах такой автоматизм может быть резко выражен в нервных элементах. Мы получаем переход от периферического автоматизма рабочих мест к автоматизму центральному. Этот пример мы имеем в лимфатических сердцах лягушки. Это тоже небольшой мышечный орган, построенный из поперечнополосатых мышц, ритмически работающий, однако прекращающий свою ритмическую работу, если перерезать нервные связи со спинным мозгом. В данном случае мы имеем опять-таки автоматизм, но автоматизм центрального происхождения. Нервные клетки, в спинном мозгу сидящие, обладают автоматизмом и своим автоматизмом подчиняют себе этот небольшой мышечный орган — лимфатическое сердце лягушки — и заставляют его ритмически работать.

Что мы имеем в наших локомоторных мышцах? Тоже имеем подчиненность нервной системе в том смысле, что только импульсы, исходящие из центральной нервной системы, действуют по моторным нервам и вызывают сокращения мышц. Однако центры, которые управляют локомоторной мускулатурой и вообще всей скелетной мускулатурой нашего организма, к автоматизму несклонны, они этот автоматизм тоже утеряли и обнаруживают свою деятельность только под влиянием импульсов, которые с периферии приходят по центростремительным, по афферентным нервам и вызывают рефлекторный ответ скелетной мускулатуры. Однако из этого не следует, что никакие отделы нашей мускулатуры не подчинены центральному автоматизму. Одним из примеров является наш дыхательный прибор, в котором определенные мышечные группы проделывают ритмические дыхательные движения под влиянием автоматизма определенной части центральной нервной системы. Правда, сейчас этот центральный автоматизм дыхательного центра тоже поставлен под сомнение, потому что есть целый ряд оснований для того, чтобы утверждать, что и тут мы имеем дело не с автоматической, а с рефлекторной деятельностью, которая вызывается импульсами, исходящими из самой сосудистой системы, из внутренней поверхности сосудистых трубок и, может быть, отчасти из дыхательного прибора. Во всяком случае факт то, что в определенных мышечных группах происходит ритмическая периодическая работа центрального происхождения. Возбуждаются ли эти центры условиями среды, как это одни авторы допускают, или импульсами из периферических рецепторов, расположенных в сосудистой системе, или тем и другим вместе — этот вопрос для нас в данный момент неинтересен. Важно только то, что дыхательная мускулатура всю жизнь производит периодически правильные ритмические движения под влиянием импульсов, приходящих со стороны центральной нервной системы, в отличие от сердца, которое работает автоматически, а со стороны центральной

нервной системы получает только регулирующие влияния, изменяющие ритм и силу сокращений.

Возвращаясь к взглядам Гаскелла и Павлова, рассмотрим подробнее, в чем они выражаются. Гаскелл говорил об изменениях функциональных свойств, Павлов говорил о влиянии нервов на основные жизненные свойства мышцы — по существу, одно и то же. Когда они ближе обратились к изучению этих явлений, то Гаскелл старался свести все дело на изменения (и даже пытался непосредственными опытами установить эти изменения) функциональных свойств. Ему удалось показать, что блуждающий и симпатические нервы вызывают различные изменения в обмене веществ, которые внешне проявлялись различной электрической реакцией. В то время как раздражение симпатического нерва вызывало, так же как и в других мышечных органах, отрицательные колебания потенциала, раздражение блуждающего нерва в его опытах дало положительные колебания. Из существования противоположных электрических эффектов Гаскелл сделал вывод, что, следовательно, и тот, и другой нерв влияют на обмен веществ в сердечной мышце: один — в отрицательном смысле, другой — в положительном, один — разрушающий, другой — созидающий, и назвал эти влияния катаболическими и анаболическими.

В несколько более поздней работе, уже в 20-х годах нынешнего столетия Гаскелл выразился так, что это нужно рассматривать как пример истинного трофического влияния на мышечную систему и что симпатический и блуждающий нервы нужно рассматривать как трофические нервы сердечной мышцы.

Иван Петрович Павлов в это же время, работая на сердце теплокровного животного, высказывал предположения, что, очевидно, под влиянием нервов основные жизненные свойства меняются в положительную или отрицательную сторону. Так, Ивану Петровичу удалось показать, что раздражением симпатических ветвей можно вызвать сокращение остановленного сердца: отравляя сердце различными ядами, в частности хлоралгидратом, можно вызвать остановку сердца, прекращение его автоматизма, а затем раздражением симпатических волокон восстановить этот автоматизм.

Из этого он сделал совершенно правильный вывод, что, очевидно, симпатический нерв повышает функциональные свойства, повышает жизнеспособность сердечной мускулатуры и таким образом позволяет ей вернуть утерянный автоматизм. Целый ряд исследований в дальнейшем привел его к заключению, что нужно рассматривать симпатическую иннервацию сердца как иннервацию, которая влияет на основные жизненные процессы в мышце. Он говорил об интимном обмене веществ между мышцей и окружающей ее средой, следовательно, о влиянии на питание сердечной мышцы, и тоже, в 1920 г., принял название «трофическое» влияние.

Интересное совпадение, что в 80-х годах и Гаскелл, и Павлов одновременно установили одинаковые факты, в разных городах, на сердцах различных объектов, и по прошествии многих лет, в 20-х годах, оба одновременно высказались за то, что здесь нужно признать наличие трофической иннервации.

Относительно трофической иннервации нужно иметь в виду, что понятие это исходит из клиники. В старых клинических исследованиях трофической роли нервной системы приписывали очень большое значение и клиницисты допускали существование специальных нервных волокон, которые управляют обменом веществ в тканях, управляют трофикой

(«трофе» — это питание) и, следовательно, являются важнейшими регуляторами жизненного процесса.

В 20-х годах Иван Петрович предложил классификацию, которая и раньше некоторыми авторами высказывалась, но осталась без внимания. Он предложил различать функциональные нервы и нервы трофические. Под функциональными он подразумевал те нервы, которые ведут непосредственно к выполнению работы, единственным примером этого он считал двигательные нервы скелетных мышц, без которых мышцы не работают и которые своими импульсами заставляют мышцы сокращаться. Под трофическими нервами он подразумевал такие нервы, которые непосредственной функции не вызывают, но, влияя на обмен веществ, обусловливают изменения течения функций, т. е. усиливают или ослабляют и без того протекающую функцию.

Наконец, третьей группой нервов Иван Петрович считал сосудистые нервы, которые производят сужение или расширение кровеносных сосудов и путем регуляции притока крови могут влиять на трофику и косвенно через нее — на функциональные свойства органов и тканей. Понятно, что сосудосуживатели и сосудорасширители для органа, к которому подходят те или иные сосуды, являются трофическими, а по отношению к самому сосуду это нервы, которые влияют на автоматические сокращения гладкой мускулатуры сосудистой стенки и обусловливают ее сокращение или расслабление.

Эти предположения, высказанные Гаскеллом и Павловым, вытекали из ряда фактов, которые касались изменения функциональных особенностей сердечной мышцы, и оба они сделали вывод о трофическом влиянии нервной системы. По существу, они трофических влияний не видели, потому что ни тот, ни другой не оценивали ни физических, ни химических процессов, которые разыгрываются в мускулатуре. Единственным фактом в этом отношении были те различные электрические отклонения, которые наблюдал Гаскелл при раздражении блуждающего и симпатического нервов — положительные при раздражении блуждающего нерва, отрицательные при раздражении симпатического.

Эти факты Гаскелла относительно электрических колебаний долгое время подвергались сомнению со стороны ряда исследователей, которым не удалось их повторить, и только в 20-х годах нашего столетия наш соотечественник А. Ф. Самойлов снова повторил и полностью подтвердил эти факты, подтвердил с использованием совершенной современной электрофизиологической методики. И так как Самойлов являлся одним из классических мастеров электрофизиологии, то эти данные уже оказались принятыми и другими физиологами. Следовательно, этот факт не подлежит сомнению. Если не считать этого факта, то никаких прямых указаний на то, что эти нервы оказывают какое-то влияние на трофику, не было. Наряду с этим были несомненные факты, свидетельствующие о том, что под влиянием этих нервов изменяются функциональные свойства. Гаскеллу удалось установить изменение рефрактерной фазы, т. е. той фазы невозбудимости, которая сопровождает каждое сокращение сердечной мышцы, удалось уловить изменения скорости распространения возбуждения от предсердия к желудочку — тоже чрезвычайно важный факт; Ивану Петровичу удалось наблюдать изменение возбудимости сердечной мышцы.

Когда к этому вопросу обратился немецкий физиолог Энгельман, то он уже со свойственной той эпохе тщательностью и точностью установил целый ряд различных влияний со стороны волокон блуждающего и симпатического нервов на отдельные стороны деятельности сердечной мышцы и

предложил уже довольно сложную классификацию нервных волокон, оказывающих влияние на различные стороны функционирования сердца. Он предложил и своеобразную номенклатуру. Если Гаскелл говорил только об аугментарных, усиливающих и тормозящих волокнах, Павлов говорил о двух парах нервов — положительных и отрицательных, ритмических и динамических, т. е. влияющих на ритм и на силу сокращений, то Энгельман к этому прибавил еще ряд. Динамические Павлова или аугментарные Гаскелла он назвал инотропными нервами, нервы, влияющие на возбудимость, назвал батмотропными, на скорость распространения — дромотропными, на ритм (ритмические по Павлову) — хронотропными и, наконец, принимая во внимание, что сердечная мышца может давать свои сокращения, исходя из различных зон, различал еще и тонотропные. Следовательно, 5 пар нервных волокон или 10 сортов нервных влияний.

Эта картина держалась до недавнего времени. В 20-х годах нашего столетия мы вернулись к этому вопросу и при помощи ряда экспериментов подтвердили наличие всех этих родов влияний на сердце лягушки в иной форме, чем это делал Энгельман. Доктору Тен-Кате сначала, а затем А. В. Тонких в моей лаборатории удалось показать, что раздражением блуждающих и симпатических нервов можно все эти виды влияний получить раздельно или в различных комбинациях и, следовательно, все они являются действительно свойственными этим нервным волокнам. Что касается признания разделения этих волокон, мы в этом выражаем сомнение. Мы думаем, что это есть различные стороны проявления влияния одних и тех же волокон, что речь должна идти о положительных или отрицательных влияниях, а особенность внешнего проявления объясняется тем, к какому участку, к какому отрезку мышечного прибора эти волокна подходят. Эти некоторые детали я позволил себе рассказать потому, что каждый из этих признаков может быть нами использован в отдельных случаях для оценки влияния нервной системы на тот или иной нервный прибор.

Если мы возьмем сердечную мускулатуру, то мы знаем, что там есть очаг с резко выраженным автоматизмом, который является диктующим органом для всего остального сердечного прибора, — это синус лягушечьего сердца, синус черепашьего сердца и устья крупных вен у сердец млекопитающих. Если вы раздражаете тот нервный пучок, который снижает функциональные свойства этого отдела, то, естественно, вы получите замедление ритма или прекращение ритма и все остальные участки сердца будут работать в редком ритме или совсем остановят свою деятельность. Если вы раздражаете тот пучок нервных волокон, который подходит к мускулатуре предсердия, вы не можете этим изменить ритм сердца, потому что ритм задает синус, а предсердие начнет давать более сильные сокращения, которыми оно будет нагнетать большее количество крови или с большей мощностью в мускулатуру желудочка и вторично может вызвать изменение деятельности желудочка.

Если вы влияете на тот отдел сердца, который передает возбуждение от предсердия к желудочку, то это не может сказаться на ритме, потому что ритм исходит из синуса, это не может сказаться на силе сокращений предсердия и не может сказаться на силе сокращений желудочка, но это скажется на скорости распространения возбуждения, потому что это есть передаточный аппарат, который сам не сокращается или практически не сокращается, но обладает резко выраженным свойством проводимости, т. е. передачи возбуждения с ткани на ткань. Он является как бы аналогом нервной ткани или мышечной ткани, очень близкой по своим функцио-

нальным свойствам к нервной ткани. Его изменение функции скажется лишь в скорости протекания процесса возбуждения и, следовательно, будет отражаться на интервале времени, который проходит между сокращениями предсердия и желудочка.

Наконец, если вы влияете на мускулатуру желудочка как таковую, то вы вызываете усиление его сокращений, но вы можете еще чего-то добиться: можете добиться того, что функциональные свойства желудочка будут настолько повышены по сравнению с остальными отделами, что желудочек может обнаружить свой автоматизм, и это выразится тем, что желудочек начнет давать сокращения раньше, чем к нему притекут импульсы со стороны предсердия, т. е. может наступить так называемая желудочковая экстрасистола. Эта экстрасистола собьет нормальный ход координации, так что такое повышение возбуждения мускулатуры желудочка может дать не положительный, а отрицательный результат, потому что оно разобьет нормальные координационные механизмы. Для нас в данный момент эти факты важны в том отношении, что мы имеем дело с различными представителями мышечной ткани, мы должны учитывать, на каком этапе развития находится данная мышца, какие свойства у нее более или менее резко выражены и какие свойства могут претерпевать изменения под влиянием регулирующих нервов. Это может выразиться либо в форме удлинения или укорочения процесса, либо в форме ускорения или замедления его, в форме учащения автоматизма, в форме усиления сокращений, но выступят эти отдельные свойства с большей или меньшей отчетливостью в различных отделах сердечной мускулатуры.

Теперь представьте себе, как нужно относиться к этого рода иннервации. В последнее время опять-таки у нас в лаборатории как и в некоторых заграничных лабораториях, были проделаны исследования, касающиеся влияния на возбудимость, оцениваемого не только по порогу возбуждения, но и по хронаксии, т. е. по тому минимальному времени для электрического раздражения, которое нужно для того, чтобы мышца ответила сокращением. Оказалось, что блуждающий и симпатический нервы оказывают противоположное влияние: блуждающий нерв удлиняет хронаксию, симпатический нерв укорачивает ее при правильной постановке эксперимента. Мной было внесено предложение — те сложные влияния, которые оказывает нервная система, система блуждающего и симпатического нервов на различные отделы сердечной мускулатуры, расчленить по существенному признаку. И Гаскелл, и Павлов ловили изменения функциональных свойств, за ними и Энгельман, и мы на первом этапе нашей работы ловили изменения функциональных свойств. И Павлов, и Гаскелл говорили о трофическом влиянии, т. е. влиянии на питание, на жизненные процессы, на интимный обмен веществ в мышце, хотя достаточных оснований для этого не было. Поэтому я и предложил расчленить эти влияния на две категории: влияния на функциональные свойства, которые являлись уже абсолютно доказанными, и влияния на обмен веществ, относительно которых было сделано предположение, но никаких доказательств не было. Я предложил назвать влияние на функциональные свойства «адаптационным» влиянием, исходя из понятия адаптации, очень широко применяющегося в физиологии для обозначения изменения функциональных свойств; слово же «трофическое» сохранить до того случая, когда будет доказано фактическое изменение химических процессов или физических свойств того или иного отдела мышечной ткани.

Таким образом возникло понятие адаптационно-трофической иннервации. Как только эта точка зрения созрела, мы приступили к изучению

действия нервной системы на некоторых представителей мышечной ткани и, как это ни кажется странным, пошли не от сердечной мышцы, а от мышцы скелетной, для которой существование такой иннервации никогда еще раньше никем не предполагалось. Мы высказали предположение, что в процессе эволюции дело должно было складываться таким образом, что мышечная ткань, сначала выполнявшая автоматическую деятельность под влиянием местных условий среды и внутренней среды самой мышечной ткани, приобрела иннервацию, которая регулирует эти функциональные свойства, оказывает адаптационное влияние, очевидно, путем воздействия на сам физический субстрат, путем изменения его физических свойств и течения химических процессов, а затем эта иннервация сменилась другой иннервацией или другого рода влияниями, которые уже вели к полному подчинению мышцы нервным влияниям. Можно было себе представить дело так, что имелась одна иннервация, на нее наслоилась другая, или же можно было себе представить, что какой-нибудь из видов иннервации претерпел такие изменения, что из адаптационного перешел в функциональный.

Мы высказали предположение, что в сердечной мышце мы имеем двоякого рода нервные влияния: в блуждающем нерве — тормозное, в симпатическом нерве — возбуждающее. В скелетной мышце мы имеем только функциональный нервный прибор. А нельзя ли было предположить, что наряду с функциональным нервным прибором, вызывающим непосредственные мышечные сокращения, сохранилась и адаптационно-трофическая иннервация. Это предположение было нами высказано, причем мы сделали допущение, что такую адаптационную роль в отношении скелетной мускулатуры может играть симпатическая нервная система. А как раз к этому времени и в морфологии подоспели указания на то, что в поперечнополосатой мышце наряду с двигательными бляшками и с толстыми моторными соматическими нервами встречаются еще и акцессорные, мелкие нервные окончания, связанные с тонкими, часто безмякотными волокнами, которые некоторые авторы относили к симпатической нервной системе. У морфологов разыгрался длительный спор. Одни морфологи считают эти акцессорные волокна симпатическими, другие этого не признают и считают, что это коллатерали тех же моторных нервов; приблизительно поровну разделились работники этой области, но во всяком случае довольно значительное количество и очень авторитетных морфологов эту симпатическую иннервацию поперечнополосатых мышц на основании гистологических исследований признает доказанной. В частности, у нас в стране полное доказательство этой симпатической иннервации дал казанский профессор А. Н. Миславский (сын), гистолог. А мы со своей стороны провели ряд исследований, которые позволили нам утверждать, что действительно со стороны симпатических нервных пучков, которые посылают свои волокна к мышцам, в условиях полного обескровливания лягушечьей мышцы могут быть получены отчетливые указания на изменения всех функциональных свойств поперечнополосатой мышцы и вместе с тем целый ряд указаний на то, что наряду с изменениями функциональных свойств имеют место изменения физических свойств мышцы, а также изменения тех скоростей химических превращений, которые свойственны скелетным мышцам. В настоящее время мы можем этот факт считать совершенно твердо установленным. Оказывается, что если мы будем предпосылать воздействию на мышцу через двигательный нерв воздействие через симпатические ветви, то это ведет к тому, что мышца обнаруживает бо́льшую работоспособность, чем без раздражения симпатических нервов. Если мы будем присоединять

раздражение симпатического нерва к раздражению моторного нерва в то время, когда моторный нерв уже развил свою деятельность и довел мышцу до утомления, утомленная мышца может снова восстановить свою работоспособность. Под влиянием симпатических волокон происходит укорочение или удлинение хронаксии поперечнополосатой мышцы, изменение хронаксии самого моторного нерва, изменение порогов возбудимости, упруго-вязких свойств, изменения в количестве буферных веществ, электропроводности поперечнополосатой мышечной ткани, в скорости распада некоторых химических соединений, в количестве поглощаемого скелетной мышцей кислорода, в теплопроизводстве мышцы и т. д., т. е. все основные функциональные свойства и все основные физические свойства и химические проявления оказываются подконтрольными симпатической системе. И это происходит при тех условиях, что симпатический нерв никаких моторных эффектов в поперечнополосатой мышце не вызывает.

Мы и сочли себя вправе утверждать, что соматический нерв или двигательный нерв представляет собой чисто функциональный аппарат, аппарат, который дает толчок к сокращению мышцы, но наряду с этим симпатическая иннервация управляет всем «хозяйством» мышцы, она определяет состояние ее физических свойств, она определяет скорость и размеры течения химических процессов, в связи с этим изменяет основные функциональные свойства и подготовляет мышцу к выполнению тех требований, которые приходят со стороны центральной нервной системы по соматическим нервам.

Вот мы и назвали симпатическую иннервацию поперечнополосатых мышц адаптационно-трофической иннервацией. При этом обнаружилось, что симпатическая нервная система может оказывать на поперечнополосатую мышцу двоякого рода влияния, как положительные, так и отрицательные. В подавляющем большинстве случаев она вызывает положительные влияния, во многих случаях влияния отрицательные, т. е. снижает тонус. Дальнейший анализ явлений позволил нам утверждать, что эффект симпатической нервной системы определяется исходным состоянием функциональных свойств и обмена веществ в мышцах. Если хронаксия короткая, симпатический нерв ее удлиняет; если исходная хронаксия длиннная, симпатический нерв ее укорачивает. Эти факты были проверены на все лады, как путем непосредственного раздражения симпатических волокон, так и путем раздражения тех центральных образований, из которых симпатические волокна исходят. И когда мы затем от поперечнополосатой мышцы снова вернулись к сердцу, то тут удалось обнаружить те влияния на хронаксию, о которых я только что упоминал. Следовательно, параллелизм между влиянием симпатической и парасимпатической иннервации на сердце и симпатической на скелетную мышцу был выявлен в полной мере.

Это дает нам основание сейчас утверждать, что иннервация мышечной ткани может осуществляться по различным путям, может носить различный характер. Могут иметь место влияния чисто моторные, функциональные, вызывающие сокращение мышц, это свойственно только очень ограниченному числу представителей мышечной ткани — поперечнополосатым мышцам позвоночных животных, а затем все представители мышечной ткани, а в том числе и поперечнополосатые мышцы млекопитающих имеют еще другой иннервационный аппарат — адаптационно-трофический, который, воздействуя на обмен веществ и на основные физические свойства, тем самым изменяет функциональные свойства мышечной ткани и делает ее более или менее приспособленной к выполнению заданий, исходящих из соматической нервной системы.

ЛЕКЦИЯ ВТОРАЯ

Товарищи, в прошлый раз мы остановились на вопросе о двоякого рода иннервационных влияниях в отношении различных мышечных тканей. Теперь перед нами встает вопрос, как нужно трактовать эти два различных вида иннервационных влияний. У нас сложилось представление такое, что в процессе эволюции мышечные образования, сначала обладавшие какими-то примитивными свойствами, постепенно совершенствовались. Совершенствовались не только сами мышцы, но совершенствовалось их отношение к нервной системе. Для вас должно быть понятно, что если мышечная ткань находится под влиянием местных условий и может производить свои сокращения, вступать в активную деятельность под влиянием любого химического агента, который циркулирует в крови или находится в тканевой жидкости, то трудно представить себе дифференцированную работу отдельных мышечных групп. Представьте себе, что какой-нибудь химический агент, способный вызвать к сокращению мышечную ткань, циркулирует в общем токе кровообращения. Ясно, что это может повести к суммарному, одновременному сокращению всех мышц без различия. Следовательно, трудно себе представить в этом случае строго координированную мышечную деятельность, потому что антагонистические мышцы могут быть одновременно приведены в возбуждение, они будут друг другу мешать сокращаться. Необходима регуляция какого-то особого порядка, которая противопоставляла бы действию этих химических раздражителей какое-то препятствие таким образом, что, устраняя реакцию одной группы мышц, сохраняла бы ее у другой.

Более совершенным является способ управления мышцами через посредство нервной системы, когда возбуждение из центральной нервной системы направляется по нервным волокнам только к определенным мышечным пучкам. В результате этого в каждый данный момент происходят сокращения только определенных мышечных групп, происходит уже настоящая координация мышечной деятельности, координация через центральную нервную систему. И мы, действительно, с такой картиной и встречаемся в случае нашей скелетной мускулатуры; все наши реакции, различного рода реакции на раздражения из внешнего мира, мы осуществляем в виде координированных мышечных движений, и эти координированные мышечные движения являются результатом тех сложных взаимоотношений между процессами возбуждения и торможения, которые разыгрываются в центральной нервной системе. На периферию по двигательным нервным волокнам уже бегут импульсы только к определенным мышечным группам, в определенной последовательности, при которой отдельные мышечные пучки, отдельные мышечные группы не препятствуют друг другу, а, наоборот, создают условия, благоприятные для деятельности каждой отдельной группы.

Иное дело — в гладкомышечных органах. Там имеется координационный аппарат иного порядка, основанный на регуляции возбудимости к химическим влияниям отдельных частей мышечного прибора. О такой координации я говорил вам в прошлый раз по поводу сердца и по поводу всего пищеварительного тракта, где имеются очаги с особенно резко выраженным автоматизмом, которые и берут на себя роль инициаторов двигательного акта — с них возбуждение последовательно распространяется на остальные части органа. Но весь этот аппарат может подвергаться воздействию со стороны симпатической или парасимпатической системы, или их обеих,

и уровень деятельности, уровень возбудимости всего прибора может оказаться более или менее измененным в ту или другую сторону.

Мы сделали предположение, что наличие автоматизма и наличие одной только адаптационно-трофической иннервации, управляющей этим автоматизмом, представляет собой сравнительно раннюю форму эволюционного прогресса мышечной ткани. Сначала, следовательно, автоматизм, ничем не регулируемый, а затем — автоматизм, регулируемый адаптационно-трофической нервной системой. Как более позднюю и более совершенную форму регуляции мы рассматриваем полное подчинение мышечного прибора возникающему позже пусковому, или функциональному, нервному прибору, который мы имеем в случае поперечнополосатой скелетной мышцы.

На этой почве возникали и возникают иногда некоторые недоразумения. Мы говорим о древних формах иннервации, о примитивных формах влияния нервной системы и говорим о более молодых, более поздних формах иннервации. Пусковой способ иннервации мы считаем более поздним способом иннервации, более совершенным, представляющим уже дальнейший этап в эволюции нервно-мышечных отношений. Это различение не следует смешивать с различением древности или новизны самих приборов в каждом конкретном случае. В большинстве случаев дело, вероятно, идет именно так, что молодая ткань проявляет более древние формы иннервации, она еще недоразвилась до того, чтобы приобрести новые формы иннервации. Более старая ткань уже настолько далеко продвинулась в эволюционном процессе, что потеряла или крайне ограничила первичный способ иннервации, но приобрела зато новый, более совершенный способ иннервации. Следовательно, по нашим представлениям, процесс смены отношений именно таким образом и должен идти, что автоматически работающий орган получает адаптационно-трофическую иннервацию, затем на эту адаптационно-трофическую иннервацию наслаивается более поздний способ иннервации — пусковой.

Конечно, из этого опять-таки нельзя делать вывод, что мы вправе на основании наличия того или иного иннервационного аппарата судить о давности существования этого прибора. Можно себе представить, что один и тот же эволюционный процесс в одних органах, в одних мышцах и у одних представителей животного царства протекает в одни сроки, а у других — в более короткие или более длинные. У нас нет никаких критериев для того, чтобы судить о скорости развития этого эволюционного процесса у каждого отдельного представителя животного царства, а в особенности у каждого отдельного представителя мышечной или какой-нибудь другой ткани. Но мы всегда вправе делать заключение о том, что наличие того или иного иннервационного аппарата является свидетельством большего или меньшего продвижения органа по линии эволюционного прогресса. Мы можем представить себе и такую картину, что относительно древний орган застрял в своем эволюционном процессе на раннем этапе, что весь сложный процесс эволюции всего вида потребовал, чтобы определенные органы застряли на раннем эволюционном этапе, а другие продвинулись вперед. Мы вправе думать, что в одном и том же организме мы можем встретить мышечные приборы с иннервационными аппаратами, характеризующими различные этапы эволюционного развития. Мы вправе говорить о ранних или поздних формах иннервации, о ранних или поздних формах регуляции деятельности органов, но из этого не следует, что органы, зашедшие очень далеко в своем эволюционном процессе, являются очень старыми; может быть, они сравнительно молоды,

но быстро прошли эволюционный процесс. Другие же являются сравнительно древними, но безнадежно застрявшими на каком-то раннем уровне эволюционного процесса.

Я специально на этом вопросе останавливаюсь, потому что иногда из наших фактов и взглядов делается вывод, будто симпатическая нервная система является древней системой. Это неверный вывод. Мы хорошо знаем, что симпатическая нервная система в эволюционном процессе в целом возникла позже, чем возникла парасимпатическая, а парасимпатическая, вероятно, возникла позже, чем возникла соматическая иннервация. Но это как раз и является причиной того, что симпатическая нервная система, позднее возникшая, относительно молодая, еще проявляет первичную форму нервного влияния, т. е. оказывает только адаптационно-трофическое влияние, свойственное ранним этапам развития функции нервной системы.

Чрезвычайно важно различать понятия: ранний, первичный или поздний способ влияния и давность существования данной ткани. Эти понятия друг друга не покрывают и в известной степени могут резко между собой расходиться.

Теперь возвращаюсь к основному вопросу. Мы представляем себе дело таким образом, что в процессе эволюции мышечные волокна сначала подвержены ряду местных влияний со стороны химических раздражителей, могущих оказаться в непосредственной среде мышечных тканей и вызывающих их возбуждение. Нервная система при этом лишь умеряет или усиливает возбудимость мышечной ткани. Затем наступает этап развития, когда полностью ликвидируется автоматизм, когда реактивность мышечной ткани в отношении химических раздражителей, возникающих внутри самой мышцы или приносимых из других участков тела, ограничивается и взамен химической возбудимости выступает реактивность исключительно в отношении нервных импульсов, полное подчинение мышцы нервному прибору — то, что мы имеем в скелетных мышцах.

Но скелетная мышца, оказывается, сохраняет вместе с тем и иннервационный аппарат, находящийся на первичном уровне развития, оказывающий влияние на основные функциональные свойства, делающий мышцу более или менее реактивной в отношении нервных влияний и более или менее мощной в смысле выполнения своей механической работы.

Спрашивается, какие у нас имеются основания для того, чтобы представить себе подобный ход развития эволюционного процесса? Оснований для этого очень много. Первые факты, которые заставили нас в этом направлении думать (под словом «нас» я подразумеваю не только себя и моих многочисленных товарищей, которые помогли своими трудами развить эту точку зрения и обеспечили весь тот огромный фактический материал, на котором зиждется мое утверждение, но также и тех, которые независимо от нас, иногда значительно раньше нас выставляли аналогичные положения или давали повод к подобного рода выводам), были следующие.

Я в прошлый раз указывал на то, что Гаскелл, строя свою миогенную теорию сердечной деятельности, впервые высказался за то, что в синусе лягушечьего сердца или сердца рептилий имеется скопление эмбриональной мышечной ткани, что эмбриональная мышечная ткань является источником сердечного ритма. Следовательно, он уже допустил, что среди мышечных образований в одном и том же органе могут быть ткани, далеко продвинувшиеся, вышедшие из эмбриональной стадии, и ткани, застрявшие на первоначальном уровне. Это очень важный момент.

В 60-х и 70-х годах прошлого столетия очень много увлекались изучением своеобразного феномена, который получил название вюльпиан-гей-

денгайновского. Он заключается в том, что если перерезать моторный нерв языка, так называемый подъязычный нерв — n. hypoglossus, то наступает паралич этой половины языка, но через несколько дней (4—6 дней) в парализованной половине мускулатуры языка начинают обнаруживаться мелкие подергивания, так называемые фибрилляции. Эти фибрилляции постепенно прогрессируют, достигая к 7—9-му дню максимума своего развития, так что мускулатура не остается в покое, она все время производит мелкие подергивания, несинхронизированные, и поэтому поверхность слизистой оболочки языка имеет картину волнующегося моря — барашки такие пробегают.

Если при этих условиях произвести раздражение периферического конца чувствительного нерва языка на той же стороне — n. lingualis, веточки тройничного нерва, то этот нерв вызывает сокращения парализованной половины мышцы. Следовательно, мышца, потерявшая нормальную моторную иннервацию, через 5—7 дней начинает отвечать сокращениями на раздражение центростремительного чувствительного нерва, который несет в себе также сосудорасширяющую функцию и, как мы в настоящее время знаем, вызывает усиленную продукцию ацетилхолина или ацетилхолиноподобного вещества.

Это явление получило название тономоторного феномена. Ему давали различные названия: сначала — парадоксальные сокращения языка, затем — псевдомоторные явления (название «псевдомоторные» держалось несколько десятков лет, но потом было заброшено, потому что зачем же говорить «псевдомоторные», когда раздражение вызывает настоящий моторный эффект). Стали говорить о тономоторном эффекте. Это название оправдывает себя тем, что характер сокращений мускулатуры языка отличается от обычного сокращения. Обычное сокращение, которое вызывается с нормального моторного подъязычного нерва (n. hypoglossus), является быстрым, стремительным, носит рвущий характер, а под влиянием чувствительного и сосудорасширяющего язычного нерва парализованная мускулатура дает медленное сокращение; оно имеет очень большой скрытый период, развивается постепенно, постепенно достигает какой-то максимальной величины, и мышца может еще оставаться некоторое время в сокращенном состоянии после того, как вы прекратили раздражение, следовательно, сокращение носит затяжной характер. Вот и назвали его тономоторным эффектом.

Дальнейшие исследования показали, что та же картина может наблюдаться в любом мышечном образовании. Во всех скелетных мышцах это может быть получено, если перерезать моторный нерв и раздражать те чувствительные нервы, которые несут сосудорасширяющие эффекты и продуцируют большие количества ацетилхолина.

Уже на первых этапах изучения этого феномена было обнаружено, что такого же рода сокращения мышц вызываются у млекопитающих никотином. Затем было показано, что подобного рода сокращения могут быть вызваны ацетилхолином, причем оказалось, что у млекопитающих ацетилхолин не вызывает при наружном применении сокращений скелетных мышц.

Но когда обратились к птицам, когда обратились к эмбрионам млекопитающих, то оказалось, что у них скелетные мышцы подвержены действию ацетилхолина. У взрослого же млекопитающего парализованная после перерезки моторного нерва мышца не только отвечает тоническими сокращениями на раздражение чувствительного и сосудорасширяющего

нерва, но отвечает такого же рода тоническими сокращениями на введение ацетилхолина, если он вводится внутривенно.

Эти явления связали друг с другом, и создалось представление, что на раннем этапе эмбрионального развития мускулатура обладает сильно выраженной возбудимостью в отношении ацетилхолина и внутривенное введение или нанесение непосредственно на мышцу слабых растворов ацетилхолина достаточно для того, чтобы вызвать тонические сокращения. На более поздних этапах развития, в первые дни постнатальной жизни животного эта химическая возбудимость в отношении ацетилхолина резко ограничивается или ликвидируется, и остается только способность сокращаться в ответ на раздражение моторного нерва.

Когда углубились в изучение этого вопроса, то обнаружили, что между различными мышечными группами одних и тех же животных может существовать в этом отношении разница. Прежде всего было показано (у нас и за границей), что мышцы лягушки могут быть разделены на две большие категории: на категорию мышц, которые в ответ на ацетилхолин, внутривенно введенный или непосредственно нанесенный на мышцу, не дают сокращений и вместе с тем обладают некоторыми специальными функциональными свойствами, и на категорию мышц, которые сразу дают сокращения на ацетилхолин при внутривенном введении и при нанесении его непосредственно.

Категорию, не реагирующую на ацетилхолин, назвали нетонической группой мышц, а категорию, реагирующую на ацетилхолин, назвали тонической группой мышц. Следовательно, у лягушки вся скелетная мускулатура уже легко делится на две группы, причем отдельные мышечные пучки состоят из чисто тонических волокон, из чисто нетонических волокон, и есть смешанные мышцы, в которых и те, и другие волокна более или менее равномерно представлены. Явилось предположение, что, очевидно, и у млекопитающих могут попадаться отдельные мышцы, которые сохранили эту способность отвечать сокращениями на ацетилхолин. Действительно, идя совершенно иным путем и совершенно не занимаясь физиологией мышечных волокон, два английских исследователя, глазные врачи, изучая явление внутриглазного давления, наткнулись на чрезвычайно важный факт. Когда были устранены все моменты, могущие вызвать повышение внутриглазного давления, они обнаружили, что внутривенное введение ацетилхолина ведет к заметному повышению внутриглазного давления, и при консультации с физиологами они пришли к заключению, что это, очевидно, есть результат какого-то давления на глазное яблоко со стороны окружающих глазных мышц.

И действительно, выяснилось, что ацетилхолин, внутривенно введенный, вызывает сокращения наружных мышц глазного яблока, этих шести глазных мышц и затем мышцы, которая управляет задней поверхностью глазницы.

Таким образом, обнаружилось, что и у млекопитающих имеются отдельные мышечные пучки, застрявшие на эмбриональном уровне развития, на том уровне развития, когда мышечные волокна реагируют на непосредственно нанесенный ацетилхолин.

Целый ряд моих сотрудников занялся специальной разработкой всех относящихся сюда вопросов. Прежде всего следует подчеркнуть, что А. Г. Гинецинский и Н. И. Михельсон предложили скалу химических раздражителей, которые могут оказываться активными в отношении различных мышечных групп, и при помощи этой скалы раздражителей потом целый ряд других работников обследовал различных представителей мы-

шечной ткани, как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных, как во взрослом состоянии, так и в эмбриональный период.

И вот оказалось, что существуют мышцы (это наивысший или наиболее совершенный, далеко продвинувшийся ряд мышечных образований), которые ни на ацетилхолин и ни на один из других испытанных химических раздражителей сокращения не дают. Сюда относятся нетонические мышцы лягушки и подавляющее большинство мышц взрослых млекопитающих животных. Если вы переходите к тоническим мышцам лягушки, то они дают уже сокращения и на ацетилхолин, введенный внутривенно и на нанесенный непосредственно. Но есть мышцы, которые дают сокращения не только в ответ на ацетилхолин, но еще и на ареколин — один из вегетативных ядов. Затем попадаются мышцы, которые дают сокращения не только в ответ на ацетилхолин, но еще и на ареколин, и на пилокарпин.

Я позволю себе привести вам некоторые примеры. У червей мышцы реагируют сильно на ацетилхолин, ареколин, пилокарпин. Мышцы моллюсков (правда, мы не говорим о головоногих — головоногие не испытаны) дают сокращения и на ацетилхолин, и на ареколин, и иногда на пилокарпин. У иглокожих очень сильная реакция на ацетилхолин и на ареколин, иногда и на пилокарпин. Мускулатура личинки миноги дает сокращения на ацетилхолин, но не дает на ареколин и на пилокарпин, а у взрослой миноги она не реагирует на эти яды. Отдельные испытанные мышцы акул и скатов сокращаются на ацетилхолин и ареколин, но не сокращаются на пилокарпин. Тонические мышцы лягушки сокращаются на ацетилхолин, ареколин, но не сокращаются на пилокарпин, а нетонические мышцы лягушки не сокращаются ни на один из этих ядов.

Когда вы берете других представителей мышечной ткани, например сердечную мышцу миноги, она отвечает и на ацетилхолин, и на ареколин сокращениями. Когда мы переходим к млекопитающим, то оказывается, что на раннем этапе эмбрионального развития вы находите такую же реакцию на ацетилхолин, которая в первые дни постнатальной жизни (у разных животных — в различные дни постнатальной жизни) пропадает и уступает место чистой реакции на моторный нерв.

Обратимся к вопросу о перерезке моторных нервов. Я говорил, что у млекопитающих после перерезки моторного нерва через некоторое время развивается способность реагировать на ацетилхолин. Мы представляем себе, что она не возникает, а возвращается — это есть возврат к более раннему этапу: возвращается способность реагировать на ацетилхолин в связи с потерей иннервационного влияния со стороны моторного нерва.

Оказывается, что если вы обратитесь к раннему постнатальному возрасту, то, как показали исследования А. Т. Худорожевой, в первые дни постнатальной жизни чувствительный язычный нерв может вызвать сокращения язычной мускулатуры. Затем вы находите день, когда начинает действовать и моторный нерв: а есть известный, более или менее длительный период, когда оба эти нерва могут вызывать сокращения — и чувствительный нерв, и моторный нерв, они еще не дифференцированы настолько, чтобы вызывать сокращения раздельно, они оба влияют, и мышца сама еще не настолько дифференцировалась, чтобы отвечать на импульсы, приходящие по моторным нервам, и не отвечать на так называемые антидромные, обратно текущие импульсы, приходящие по чувствительному нерву.

Более детальный анализ показывает, что со стороны моторного нерва обнаруживается очень своеобразное отношение к мышце. Если вы перерезали моторный нерв, например, подъязычный нерв у собаки, выждали

5—6 дней, затем произвели раздражение n. lingualis (ветви чувствительного тройничного нерва), вы получаете тономоторный эффект. Но в течение ряда дней вы можете получить такую картину, что раздражение перерезанного, парализованного моторного нерва, уже не может вызвать сокращений, однако же после его раздражения n. lingualis тономоторного эффекта не дает.

Следовательно, в период дегенерации моторного нерва мы получаем картину, когда мускулатура языка ведет себя приблизительно так, как ведет себя сердечная мускулатура. Здесь имеется, с одной стороны, какое-то подобие автоматизма в виде фибриллярных сокращений и имеется способность отвечать сокращениями на раздражение n. lingualis, являющегося поставщиком ацетилхолина; вместе с тем имеется два нервных прибора — симпатикус, который этим эффектам содействует, и hypoglossus, перерезанный, перерождающийся нерв, который эти эффекты временно устраняет, т. е. действует так, как vagus действует на сердце.

Когда мы от простой перерезки нерва перешли к перерезке и сшиванию перерезанного моторного нерва, то нам удалось установить следующую картину: в процессе регенерации моторного нерва происходит реституция функциональных отношений, реституция функций. Она проходит такой путь. Моторный нерв сначала приобретает способность тормозить тономоторный эффект, устраняет влияние ацетилхолина, как извне доставленного, так и выработанного под влиянием чувствительного нерва, и уже после этого, на сутки или на двое суток позже, моторный нерв начинает вызывать двигательный эффект. То же самое мы имеем в эмбриогенезе. Hypoglossus, развиваясь у новорожденного животного, сначала тормозит действие ацетилхолина и lingualis и после этого уже приобретает способность вызывать сокращения.

Следовательно, мы должны представить себе дело так, что это подчинение моторному нервному прибору является результатом довольно сложного эволюционного процесса, в котором сначала определенные нервные элементы начинают ликвидировать автоматизм, начинают ликвидировать или крайне снижать чувствительность к химическим агентам и после этого уже приобретают право командовать.

И действительно, какова была бы роль моторной иннервации, если бы связанные с ней мышцы одновременно подчинялись целому ряду химических раздражителей? Ясно, что о настоящей, строго координированной деятельности не могло бы быть и речи. И такие отношения, когда параллельно существуют и пусковая моторная иннервация, и отголоски старой химической возбудимости, в виде исключения встречаются только в отдельных мышечных органах специального назначения. Какой-то биологический смысл, очевидно, имеется в том, что наружная мускулатура глазных яблок застряла на этом раннем эволюционном этапе, что она и возбудимость к ацетилхолину сохранила, т. е. носит характер тонической мускулатуры, и вместе с тем уже подчинена моторному аппарату настолько, что могут осуществляться эти координированные движения — конвергенция, дивергенция, поворот глазного яблока кверху, книзу, вращение и т. д.

При просмотре большого числа мышечных образований по их иннервационным аппаратам оказалось, что мы действительно находим такие случаи смешанной иннервации. Любопытный пример представляет мускулатура мочевого пузыря лягушки. Относительно иннервации этой мускулатуры существовали большие противоречия в литературе. Австрийский физиолог Штейнах в 90-х годах прошлого столетия опубликовал работу, в которой утверждал, что моторная иннервация мочевого пузыря отсту-

пает от правила Белля и Мажанди, что моторные волокна проходят не по передним, а по задним корешкам и что якобы у амфибий этого строгого разделения афферентных и эфферентных волокон в смысле распределения их по передним и задним корешкам не существует. И он приводил целый ряд фактических данных, которые свидетельствовали о том, что сокращения мочевого пузыря у лягушки вызываются волокнами задних корешков спинного мозга.

Изучая конструкцию вегетативной нервной системы у амфибий, Ленгли и я уже в 1910 г. нынешнего столетия должны были обратиться к иннервации мочевого пузыря и пришли к заключению, что моторная иннервация мочевого пузыря осуществляется так же, как у млекопитающих, по передним корешкам, а задние корешки двигательными эффектами не обладают.

Эти разногласия, которые вызвали еще целый ряд работ и других исследователей, нашли себе разъяснение у нас в Ленинграде в руках покойного ныне, безвременно погибшего доктора В. Р. Сонина, моего сотрудника, который, уже исходя из тех данных, которые мы имели относительно тономоторного феномена, относительно роли задних корешков, относительно взаимоотношений между моторной и сосудорасширяющей иннервацией, произвел систематические исследования на животных, придерживаясь тех методических условий, которые были указаны нами и Штейнахом (они несколько расходились), и сделал предмет для себя совершенно ручным. Ему удалось показать, что и Штейнах, с одной стороны, и Ленгли и я, с другой стороны, были правы, и в то же время и та, и другая сторона были неправы в своих утверждениях, потому что оказалось, что у лягушки моторный эффект в мочевом пузыре может быть получен при раздражении как передних корешков, так и задних. Но эффекты оказались различными, характер сокращений иной: при раздражении передних корешков получаются сравнительно быстрые, с коротким латентным периодом сокращения, сравнительно быстро заканчивающиеся; при раздражении задних корешков сокращения получаются с длительным латентным периодом, медленно развивающиеся и с очень затяжным эффектом.

Далее Сонину удалось показать, что одной из причин, по которой мы — Ленгли и я — не получили тех эффектов, которые получал Штейнах, являлось то, что мы пробовали раздражения передних и задних корешков поочередно. Оказалось, что раздражение передних корешков, моторных с нашей точки зрения, не только вызывает сокращение мускулатуры мочевого пузыря, но устанавливает на некоторое время условия, при которых задние корешки не могут своего эффекта дать. С точки зрения тех эффектов, о которых я вам только что рассказывал, это становится вполне понятным.

Эти факты в последнее время подтверждены у нас И. Н. Зотиковой и еще дальше расширены. Сейчас мы представляем себе дело таким образом, что мускулатура мочевого пузыря лягушки находится на том уровне эволюционного развития, когда она еще не потеряла способности реагировать на чувствительный нерв, и приобрела уже способность реагировать на моторный нерв. Эти нервы как-то между собой взаимодействуют в нормальных условиях, но в условиях эксперимента мы можем раздражением задних корешков вызвать эффект и можем раздражением моторных, передних корешков тоже вызвать эффект, но этим самым помешать действию задних корешков, совершенно так же, как hypoglossus мешает действию lingualis и как вообще моторный нерв мешает действию холинэргических волокон заднего корешка.

Эти факты вместе взятые свидетельствуют о том, что тот путь развития, который мы себе представляем, является действительно отражением фактических отношений. Зотиковой в настоящее время удалось показать, что в мускулатуре мочевого пузыря отражаются в большей или меньшей степени все важнейшие этапы эволюционного прогресса. На мочевом пузыре можно показать и действие моторного нерва — передних корешков, и тономоторное влияние задних корешков, как отголосок эмбрионального и филогенетического развития; можно показать влияние симпатического нерва на эти образования, потому что симпатический нерв содействует и тем, и другим эффектам. Мало того, симпатический нерв иногда сам вызывает моторный эффект. Я в прошлый раз указывал вам, что симпатикус и в сердечной мышце млекопитающих может иногда возбудить отсутствующий автоматизм.

Таким образом, процесс развития мы представляем себе так, что мышечная ткань сначала подвержена большому числу химических агентов и может сокращаться на целый ряд раздражителей, причем в числе этих раздражителей иногда могут оказаться и такие раздражители, которые обычно снимают эффект; затем постепенно суживается круг химических раздражителей, в конце концов остается один ацетилхолин, а затем и на ацетилхолин реакция пропадает. Вместе с тем это исчезновение обусловлено врастанием моторного нерва. Мышца сначала реагирует на все нервные волокна, которые в нее врастают — и на переднекорешковые, и на заднекорешковые, и на моторные, и на чувствительные, затем пропадает действие чувствительных нервов вместе с потерей возбудимости к ацетилхолину, но усиливается действие передних корешков, моторных нервов. Это действие выражается сначала в ликвидации всех других моментов, и затем уже в полном подчинении своим влияниям.

Таков основной ход эволюционного процесса, ход эволюции функций нервно-мышечного прибора. Я постараюсь показать вам, что этот путь развития иннервационных отношений не является характерным только для мышечной ткани. Нам удается показать, что во всем круге физиологических функций эта последовательность явлений находит себе известное отражение, и это есть общий принцип подчинения рабочих органов иннервационным аппаратам.

К тому, что я успел сообщить в первой части, разрешите сделать еще одно, очень существенное добавление. А. Г. Гинецинский с группой сотрудников сильно развил учение об эволюции нервно-мышечного прибора еще в одном, очень важном направлении. У многих из вас могло возникнуть возражение: как же примирить то, что я говорил относительно реакции мышечной ткани на ацетилхолин — ликвидации возбудимости в отношении ацетилхолина, — с тем фактом, который сейчас является уже твердо установленным, что моторные нервы поперечнополосатых мышц, соматические моторные нервы являются, по существу, холинэргическими? Известно, что сначала лишь в отношении вегетативных нервов создалось представление о передаче возбуждения на рабочий орган через посредство химических медиаторов — ацетилхолиноподобных и адреналиноподобных. Пока дело шло о вегетативной нервной системе, вопрос разрешался сравнительно просто, и даже был короткий период времени, когда противопоставляли вегетативную нервную систему соматической по тому признаку, что якобы в вегетативной нервной системе требуется участие химических медиаторов, а в соматической нервной системе передача возбуждения с нерва на мышцу осуществляется иным, физическим путем.

Как вы знаете, около 10 лет тому назад покойным Дэлом было показано, что и передача с моторного нерва на поперечнополосатую скелетную мускулатуру тоже осуществляется с помощью химического медиатора и этим медиатором является ацетилхолиноподобное вещество. Следовательно, соматические волокна поперечнополосатых мышц являются холинэргическими. Сейчас есть предположение, что наряду с этими двумя большими категориями волокон существуют еще, может быть, волокна, использующие другие медиаторы, но это нас в данный момент не интересует. Нам важно то, что моторные нервы используют ацетилхолиноподобные медиаторы для передачи возбуждения с нерва на мышцу. А вместе с тем мы утверждаем, что процесс эволюции нервно-мышечных приборов заключается в том, что ликвидируется чувствительность к химическим агентам, в том числе к ацетилхолину, и заменяется влиянием соматического нерва. Дело разрешилось в опытах Дэла. Выяснилось, что и поперечнополосатые, наиболее с нашей точки зрения передовые, наиболее совершенные мышцы тоже реагируют на ацетилхолин, но только при строго определенных условиях, именно при интраартериальном введении ацетилхолина, когда ацетилхолин естественным путем приносится к строго определенным участкам нервно-мышечного аппарата. Тогда может получиться сокращение, но это сокращение носит иной характер, чем тономоторное сокращение в денервированной мышце. Вместо сокращения, медленно развивающегося, тонического, длительного, в ответ на интраартериальное введение ацетилхолина в мышцу с нормальной иннервацией получается короткое, быстрое, вздрагивающего характера сокращение. Из этого следовал вывод, который и сделал в свое время Гинецинский, что у нормально иннервированной скелетной мышцы, оказывается, локально резко ограничен тот участок, который может реагировать на ацетилхолин, и, кроме того, изменяется характер влияния ацетилхолина.

А. Г. Гинецинский занялся изучением, с одной стороны, всего ацетилхолинового «хозяйства» в различного рода мышцах и, с другой стороны, занялся изучением топографии тех участков мышечного волокна, которые могут реагировать на ацетилхолин. И ему вместе с группой сотрудников удалось установить целый ряд чрезвычайно важных фактов.

Прежде всего ему удалось показать, что параллельно изменяется в мышце содержание ацетилхолина и содержание холинэстеразы, т. е. фермента, который ацетилхолин разрушает. Этот факт казался некоторым парадоксальным, неправдоподобным, потому что у них сложилось представление такое, что там, где ацетилхолина много, там должно недоставать холинэстеразы, а там, где холинэстеразы много, там не должно быть ацетилхолина. Но дело объясняется тем, что, очевидно, это два спаренных вещества и большей продукции ацетилхолина соответствует и бо́льшая активность холинэстеразы; там, где ацетилхолина мало, там не требуется и нет высокой активности холинэстеразы, и во всех случаях эти два свойства — содержание ацетилхолина и активность холинэстеразы — идут параллельно.

А. Г. Гинецинскому с его сотрудниками удалось установить следующие, очень важные соотношения. Если взять мышцу взрослых позвоночных животных, то оказывается, что в тонических мышцах лягушки, т. е. в тех мышцах, которые, с нашей точки зрения, являются еще отсталыми, стоящими на раннем этапе развития, содержание ацетилхолина выше, чем в нетонических мышцах. Следовательно, нетонические мышцы крайне ограничивают свое ацетилхолиновое «хозяйство». В глазных мышцах млекопитающих, которые по характеру своему приближаются к тониче-

ским мышцам лягушки, содержание ацетилхолина выше, чем в скелетных мышцах. Активность холинэстеразы в тонических мышцах лягушки выше, чем в нетонических, в глазных мышцах млекопитающих выше, чем в скелетных мышцах. Если обратиться к онтогенезу, то скелетные мышцы млекопитающих в процессе развития сначала обнаруживают высокое содержание ацетилхолина, которое неуклонно падает и к моменту созревания плода резко ограничивается. Точно так же и активность холинэстеразы в скелетных мышцах эмбриона сначала высока, потом постепенно падает.

Если взять глазные мышцы млекопитающих, то оказывается, что в них высокое содержание ацетилхолина в ранний эмбриональный период не изменяется в течение всего эмбриогенеза и к моменту рождения остается высоким, — то, что мы наблюдаем и у взрослых животных. Значит, тут этого падения содержания ацетилхолина и падения активности холинэстеразы не наблюдается, эти мышцы застревают на раннем эмбриональном этапе.

Если расположить мышцы в филогенезе в определенный ряд по их отношению к ядам, по их реактивности в отношении различных химических раздражителей, вплоть до той стадии, когда мышцы теряют активность в отношении нанесенного непосредственно извне или внутривенно введенного ацетилхолина, то в филогенезе тоже обнаруживается, что в скелетных соматических мышцах неуклонно падает содержание ацетилхолина и падает активность холинэстеразы. Если взять глазные мышцы различных представителей животных, то тут уже никакого падения в филогенезе не наблюдается. Если у взрослого млекопитающего перерезка моторного нерва ведет к развитию тономоторного феномена, т. е. к реактивности на чувствительный нерв и реактивности на ацетилхолин, если у них в процессе дегенерации моторного нерва имеет место нарастание ацетилхолина и нарастание активности холинэстеразы, то при перерезке моторного нерва в глазных мышцах практически никаких изменений ни в содержании ацетилхолина, ни в активности холинэстеразы не наблюдается.

Когда начинается регенерационный процесс, который ведет к постепенной ликвидации реактивности на ацетилхолин и строгому подчинению моторному нерву, и содержание ацетилхолина, и активность холинэстеразы в мышцах снова постепенно падают.

Наряду с этим, если взять теперь для сравнения тонические и нетонические мышцы, то обнаруживается еще одно важное явление. Под влиянием эзерина, который препятствует разрушающему действию холинэстеразы в отношении ацетилхолина, в тонических мышцах получаются сильные затяжные тонические сокращения, получаются очень растянутые, длительные сокращения. В нетонических мышцах, наиболее передовых, которые потеряли свою чувствительность к ацетилхолину, развивается своеобразная картина пессимальной реакции: в эзеринизированных мышцах, в особенности при частых раздражениях, вызывается тетанус с наклоном к пессимуму. Эти отношения являются в высшей степени важными. По данным А. Т. Худорожевой, и в онтогенезе наблюдается это постепенное изменение отношения к эзерину. Эзерин тоже вначале действует так, как на тонические мышцы, а в конце развития, в первые дни постнатальной жизни уже можно уловить переход к нетоническому характеру реакции на эзерин.

Другая сторона заключается в том, что, изучая действие ацетилхолина, наносимого с помощью микроманипулятора на отдельные участки мышечного волокна, А. Г. Гинецинский с сотрудниками показал, что

область нахождения того материала в мышце, который реагирует на нанесение извне ацетилхолина, в нетонических мышцах очень ограничена; при перерезке моторного нерва она растягивается. Следовательно, Гинецинскому удалось показать, что топографически чувствительная к ацетилхолину субстанция является различно размещенной. Чем дальше продвинулась мышца в своем эволюционном развитии, тем меньше тот участок, на который действует ацетилхолин, а при дегенерации или при отсталом развитии вы видите расширение этой зоны, расширение реактивной в отношении ацетилхолина субстанции.

А. Г. Гинецинский ставит в связь эту чувствительность к ацетилхолину с той гипотетически предполагавшейся Ленгли рецептивной субстанцией, которая должна служить возбудимым аппаратом в отношении передачи импульсов с нерва на мышцу. И Гинецинский считает, что сфера распределения рецептивной субстанции в мышечном волокне все больше и больше суживается и в конце концов оказывается чрезвычайно ограниченной, остающейся лишь непосредственно вблизи нервных окончаний. И вот эта рецептивная субстанция, очевидно, является реактивной в отношении ацетилхолина: она же является и продуцирующей ацетилхолин при мышечных сокращениях, и создающей условия активности холинэстеразы, которая в его опытах так резко различно себя проявляла.

Таким образом, А. Г. Гинецинскому удалось в этом направлении создать очень стройную картину управления этим ацетилхолиновым «хозяйством» и взаимоотношениями ацетилхолинового «хозяйства» со всеми остальными процессами эволюционного развития мышц. Как вы видите, эти данные полностью гармонируют с теми представлениями, которые я вам изложил в начальной части, и таким образом являются значительным их расширением и уточнением.

Еще одна важная сторона. Из того, что я рассказывал, существенно важно для нас то, что нам удается при сопоставлении данных филогенеза, данных онтогенеза и данных экспериментального выключения моторных нервов получить совершенно сходные картины. Перерезка моторного нерва создает какие-то условия, при которых мышца претерпевает до известной степени обратное развитие и возвращается к какому-то более раннему этапу эволюционного развития. Это разыгрывается в различные сроки. В процессе регенерации нерва наступает реституция. Эта реституция повторяет тот процесс, который мы наблюдаем в онтогенезе, в эмбриогенезе в частности.

Особенный интерес, конечно, представляло для нас проверить, насколько эти данные, полученные преимущественно на мышцах позвоночных животных, относятся и к другим классам и типам животных. В этом отношении совершенно исключительно ценные работы произведены у нас в колтушской лаборатории А. К. Воскресенской. Она подвергла исследованию мышцы различных представителей насекомых и мышцы этих же насекомых в различных стадиях их сложного метаморфоза. Затем она изучила мышцы прыгательные и мышцы летательные. На огромном материале, который ей удалось подвергнуть исследованию, Воскресенская показала, что все те основные пути эволюционного развития функций нервно-мышечного прибора, о которых я вам только что докладывал, имеют место также и в классе насекомых.

Это особенно важно потому, что, как вы знаете, насекомые представляют собой высших представителей, наиболее развитых представителей другой филетической линии, не той, к которой относятся позвоночные. На очень раннем этапе эволюционного процесса произошло это расщепле-

ние, и совершенно другая линия в своем эволюционном процессе, несмотря на огромные различия, которые существуют между классом насекомых и млекопитающими, проделала тем не менее в основном тот же путь функциональной эволюции, который мы констатировали сначала на позвоночных животных.

А. К. Воскресенской удалось показать, работая с прыгательными мышцами саранчи, что эти поперечнополосатые мышцы, которые и гистологами считаются очень близкими аналогами нашей поперечнополосатой мускулатуры, нереактивны на ацетилхолин; но если перерезать нерв, идущий от ганглия, или вырезать ганглий, иннервирующий данную ножку, то через тот или иной срок появляется реактивность на ацетилхолин. Сроки эти у разных насекомых различны: у одних требуется для появления реакции на ацетилхолин до 8 суток, а у других эта реакция может быть обнаружена уже в течение 1 суток. Из этого можно сделать предположение, что одни проделали более длинную историю развития и уже давно подчинены соматической иннервации, а у других эта соматическая иннервация является, может быть, более свежей, более молодой, поэтому легче восстанавливается ранний этап.

Дальше А. К. Воскресенской удалось показать, что у личинок можно с самого начала получить реакцию на ацетилхолин и при этом не требуется никакой денервации, а у некоторых представителей может иметь место наряду с возбудимостью на ацетилхолин возбудимость также и на ареколин.

Ей удалось показать также, что в процессе эволюции у одного и того же организма создались некоторые различия между летательной и прыгательной мускулатурой. Различия в функциональном использовании оказались связанными и с некоторыми функциональными отличиями. На летательной мускулатуре на определенной стадии развития удалось проследить особенности, которые характеризуют некоторые мышечные органы других животных в течение всей жизни. Например, реакция на ацетилхолин может выразиться или в форме тонического сокращения, или в форме ритмической деятельности, а у некоторых насекомых удается в течение короткого отрезка времени видеть автоматическую деятельность, т. е. самостоятельную, без всякого вмешательства экспериментатора, спонтанную ритмическую деятельность. Мы знаем, что это может иметь место и в мышцах млекопитающих, и в мышцах других позвоночных. Я напомню вам, что в результате изменения солевого состава можно получить ритмические подергивания m. sartorius лягушки. У нас в лаборатории одной из сотрудниц А. Г. Гинецинского, Р. О. Барсегян, было показано, что эти ритмические сокращения мышц в солевом растворе ненормального состава усиливаются под влиянием адреналина, и если их записать, получается картина, совершенно сходная с тем, что делает сердечная мышца, когда адреналин учащает сердечные сокращения.

Ту же картину А. К. Воскресенской удалось наблюдать и на мышцах насекомых при перерезке моторного нерва — на известном этапе обнаруживалась ритмическая деятельность. Интересно, что эта стадия может длиться всего несколько часов, ее нужно поймать, и именно то обстоятельство, что Воскресенская час за часом следила за изменениями, которые происходят и в онтогенезе, и в условиях перерезки нервов, дало ей возможность показать, что определенные периоды эволюционного развития, которые занимали, вероятно, миллионы лет, протекают тут на протяжении нескольких часов а потом уступают место уже другим отношениям.

Дальше удалось обнаружить такое явление, что мышца может под влиянием раздражения ганглия давать зубчатый тетанус или слитный тетанус, в зависимости от того, какова функциональная роль, каково функциональное значение этой мышцы. А в летательной мускулатуре оказалось возможным в ответ на раздражение ганглия получить тетанические сокращения, которые по прекращении раздражения сменяются правильной ритмической деятельностью, последовательными ритмическими сокращениями, которые могут длиться секундами и десятками секунд.

Вы видите, следовательно, что при таком сравнительно-физиологическом и онтофизиологическом изучении удается уловить те явления, которые иначе ускользнули бы от нашего внимания и не могли бы быть использованы для теоретических построений.

Чрезвычайно важный момент в работе А. К. Воскресенской заключается еще в том, что ей удалось в реакции одной и той же мышечной группы летательной мускулатуры бабочки или саранчи обнаружить две категории нервных влияний. Оказалось, что из одного и того же ганглия, но из различных групп клеток идут влияния, из которых одни вызывают двигательную деятельность, слитный или зубчатый тетанус и последовательные ритмические сокращения, а другие влияния лишь поддерживают эту деятельность на известном уровне и способствуют осуществлению последовательных ритмических сокращений. Особенно важно, что влияние на протекание тетануса и на последовательные сокращения в летательной мускулатуре осуществляется не со стороны соматических нервов, являющихся аналогами наших соматических нервов, а со стороны того непарного вентрального нерва, которому А. А. Заварзин приписал значение вегетативного нерва и, в частности, симпатической нервной системы насекомых.

А. К. Воскресенской удалось эти взаимоотношения выявить и показать, что эта, предполагаемая симпатическая иннервация имеет отношение не только к трахеальному прибору, как указывал А. А. Заварзин, но имеет отношение также и к поперечнополосатой мускулатуре, причем в этой поперечнополосатой мускулатуре вызывает эффект, очень близкий к тому, который симпатическая нервная система вызывает в соматической мускулатуре животных. Эти данные, полученные на насекомых, имеют большое значение для наших эволюционных построений, так как позволяют видеть единый ход эволюционного процесса во всем мире животных организмов.

Разрешите сделать вкратце сравнение локомоторной мускулатуры животных с некоторыми другими мышечными и немышечными образованиями. Я хочу только подчеркнуть вам сегодня и показать, что этот процесс установления связи с нервной системой является до известной степени типовым. Он не только типовой для широкого круга классов животного царства, но и для различных органов, для различных систем организма.

Уже давно было известно (с 70-х годов прошлого столетия), что если перерезать chorda tympani — нерв из вегетативной нервной системы, который иннервирует слюнные железы, то, с одной стороны, наступает выпадение рефлекторного слюноотделения из соответствующей слюнной железы, а с другой стороны, через 1—2 суток начинается паралитическая секреция; в течение 40—42 дней железа непрерывно продуцирует густую, тягучую слюну в количестве 2—3 капель в минуту, и этот процесс тянется сутками. Через 40—42 дня chorda tympani — этот маленький коротенький нервик регенерирует и реституируется функция слюнной железы. Но, как показали исследования М. А. Усиевича, примерно между 38-м и 42-м днями можно уловить стадию, когда паралитическая секреция за-

кончилась, но рефлекторной реакции еще нет, а затем через 1—2 дня наступает стадия, когда не только уже нет паралитической секреции, но начался рефлекторный ответ слюнной железы на пищевое раздражение. Мало того, удается уловить момент, когда еще паралитическая секреция имеет место, вы кладете животному пищу в рот, у него нет рефлекторной секреции, но есть рефлекторная остановка паралитической секреции. Вы видите, что это явление совершенно аналогично тому, что наблюдается в мышечном приборе.

М. Б. Тетяева занялась исследованием процесса функциональной реституции органов, иннервируемых блуждающим нервом. Мы с ней перерезали блуждающий нерв у собаки (vago-sympathicus), перерезали нервы на шее. Путь огромный — полметра расстояния до желудка, до кишечника. Выяснилось, что регенерация желудочной и кишечной ветвей блуждающего нерва требует от $3^1/_2$ до $4—4^1/_2$ лет. Тут приходится поступать очень своеобразно. Для того чтобы изучать функцию желудочно-кишечного тракта, нужно предварительно произвести эзофаготомию, наложить желудочную фистулу, вывести кишечную петлю. Мы ограничились эзофаготомией и желудочной фистулой и получили возможность, с одной стороны, изучать рефлексы мнимого кормления и, с другой стороны, наблюдать периодическую моторную деятельность мускулатуры желудка. В голодном состоянии, при пустом пищеварительном тракте, через каждые $1^1/_2$—2 часа желудок начинает производить сокращения, на протяжении 15 мин. производит эти сокращения, затем интервал в $1^1/_2$ часа, потом опять сокращения и т. д. Тетяева изучала, с одной стороны, эту периодику желудочных сокращений и, с другой стороны, рефлекторное отделение при мнимом кормлении, и мы должны были наблюдать, как же будут восстанавливаться эти два процесса при регенерации блуждающих нервов, какие будут происходить изменения.

Мы пошли по такому пути: сначала перерезали один нерв, оставляли $1—1^1/_2$ года животное жить, зная, что в это время еще регенерация не наступает, после этого делали операции на пищеварительном тракте. Затем мы перерезали второй блуждающий нерв, и около года длился процесс без блуждающих нервов, а потом начинался процесс функциональной реституции. Таким образом, то, что Воскресенская наблюдала в течение нескольких часов, тут наблюдалось на протяжении многих месяцев.

И тут удалось обнаружить следующие важные факты. Перерезка блуждающих нервов в смысле периодической моторики дает временную остановку, прекращение моторной деятельности, очевидно, в силу перевеса сохранившейся симпатической иннервации (n. splanchnicus). Но затем это тормозное влияние сглаживается, двигательная деятельность желудка восстанавливается, но она приобретает неправильный характер. Когда начинают реституировать блуждающие нервы, то сначала появляется сплошная работа, сплошная моторная деятельность, а затем начинают вклиниваться интервалы, т. е. опять происходит какое-то подчинение этого автоматически работающего прибора, дающего правильную ритмическую деятельность, влиянию нервной системы, которое выражается периодическими торможениями. Периодику мы сейчас понимаем не как периодически возникающие сокращения, а как периодически возникающие длительные интервалы, обрывающие непрерывную спонтанную деятельность.

Когда вы обращаетесь к секреторному прибору, там вы улавливаете такую картину, что при перерезанных блуждающих нервах на известной стадии может иметь место непрерывная секреция желудочного сока (в силу действия химических агентов желудочные железы дают иногда много-



Л. А. Орбели с группой сотрудников Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова АМН СССР в Колтушах. Слева направо: А. А. Волохов, А. К. Воскресенская, С. И. Малышев, В. А. Трошихин, А. М. Алексанян, В. К. Красуский, Л. А. Орбели, А. В. Войно-Ясенецкий, Е. А. Ганике, Р. С. Лейбсон, Л. Г. Лейбсон, Г. И. Цобкалло.



часовую непрерывную секрецию). Но когда начинает реституироваться регенерирующий блуждающий нерв, улавливаются периоды, когда мнимое кормление тормозит эту спонтанную секрецию, и уже позднее начинается время, когда действие регенерирующего нерва ликвидирует спонтанную деятельность, а мнимое кормление рефлекторно вызывает секрецию.

Вы видите, что на очень отдаленных друг от друга приборах — на гладкомышечном аппарате желудочно-кишечного тракта и на слюнной железе наблюдается одинаковый ход явлений: подчинение органа нервной системе, которое сначала вносит момент угасания ответов на местные химические раздражители, а затем уже вызывает определенный положительный эффект.

И мы тут наблюдаем важное явление. И chorda tympani, и блуждающий нерв в отношении желудочных желез, будучи вегетативными нервами, приобретают характер пусковых нервов. И это дает нам основания думать, что в процессе эволюции, может быть, этот процесс будет идти дальше и могут произойти известные превращения, которые приведут в конце концов к такой картине, какая имеет место в поперечнополосатых мышцах. Лет 15 тому назад в ответ на вопрос, допускаю ли я влияние парасимпатической нервной системы на скелетную мускулатуру, я шутливо ответил, что если позволено на ученых заседаниях допускать фантастические шутки, то я позволю себе сказать, что, может быть, когда-нибудь сердце приобретет моторную иннервацию и моторным нервом сделается не возбуждающий симпатический нерв, а тормозящий парасимпатический нерв. Сейчас я это начинаю повторять уже не в виде простой шутки, а как некоторую обоснованную гипотезу, которая базируется на довольно большом количестве фактов. Мне кажется, что, вероятно, иннервация наших поперечнополосатых мышц когда-то проделала тот же путь, который проделывает парасимпатическая система — эти холинэргические нервы. В блуждающем нерве сердца мы имеем сейчас стадию тормозного влияния, застрявшую на этом уровне, но не исключена возможность, что у некоторых представителей животного царства обнаружится переход к автоматизму центральному, как это имеет место в случае лимфатических сердец, которые потеряли свой местный автоматизм и приобрели автоматизм центральный. Так, обнаружено, что если перерезать нервы лимфатических сердец, то они теряют свою автоматическую деятельность, потому что автоматизм был центральный, но когда проходит некоторый период времени и эти нервы дегенерируют, то восстанавливается спонтанный автоматизм самой мускулатуры и эти лимфатические сердца уже начинают работать сами в ином ритме, проявляя свой собственный автоматизм.

Таким образом, не исключена возможность такого прогрессивного хода развития и в других мышцах, в частности в сердечной мышце. Следовательно, это есть какой-то общий закономерный ход явлений, когда местные автоматизмы ликвидируются, ликвидируются влияниями нервной системы, эта нервная система постепенно приобретает новые свойства и подчиняет полностью своему влиянию периферические аппараты. Но то, что на данном этапе развития отдельные представители нервных образований и иннервируемых ими органов застряли, остановились на каком-то уровне эволюционного развития, это, вероятно, и является причиной того, что мы можем с вами существовать. Если бы этот ход был бы так или иначе нарушен, то, вероятно, произошла бы полная перестройка всех отношений, и неизвестно, какая часть этого прогрессивного развития оказалась бы полезной для органа, а какая оказалась бы для него гибельной.

Основная мысль, которой я хочу закончить свою лекцию, заключается в том, что эволюционная физиология, которая, как я указывал в прошлый раз, стремится одну и ту же функцию изучить различными методами исследования — сравнительно-физиологическими, эмбрионально-физиологическими, экспериментально-физиологическими, причем одни и те же явления изучаются группой лиц под общим углом зрения и поддаются единому сопоставлению и обобщению, — такая эволюционная физиология, совершенно молодая наука, существующая всего 15—18 лет, однако, себя уже оправдала в достаточной мере. Это дает основание думать, что такой подход обеспечит наиболее полное представление об изучаемых нами явлениях.



ФИЗИЧЕСКОЕ ВОСПИТАНИЕ[1]

В кратком докладе трудно осветить все те вопросы научной физиологии, которые имеют значение для правильной постановки вопросов физического воспитания. Поэтому придется выборочно взять только некоторые стороны проблемы.

Мне кажется, достаточно ясно, что правильная постановка физического воспитания именно в детском возрасте составляет основу благополучия нашего народа. Неправильное понимание этого вопроса ведет к целому ряду неблагоприятных последствий, которые потом вредно отражаются как на здоровье отдельных индивидуумов, так и на общегосударственных интересах.

Мы привыкли слишком индифферентно относиться к вопросам физического воспитания, результатом чего является отсутствие надлежащего использования этого важного воспитательного приема, который, с одной стороны, обеспечивает здоровье подрастающего ребенка и будущего гражданина, с другой стороны, обеспечивает ему правильное отношение к окружающему миру, возможность правильного использования своего организма, своих способностей, своих задатков для осуществления самых разнообразных задач, которые будут поставлены перед ним жизнью.

С этой точки зрения, конечно, важно, с одной стороны, знать, какова роль физического воспитания для укрепления здоровья, для развития физических сил подрастающего организма, с другой стороны, важно знать те широкие возможности правильного управления своим организмом, которые тоже обеспечиваются правильно поставленным физическим воспитанием.

Что касается первого вопроса — значение физического воспитания для физического благополучия, для физического здоровья организма, мне кажется, на этом вопросе нет основания особо останавливаться сейчас, этот вопрос в достаточной степени уже разработан, он более или менее ясен каждому. Важно только бороться с одним предрассудком, с боязнью ранней постановки физического воспитания. До сих пор среди многих распространен предрассудок, что физическое воспитание может принести подрастающему организму вред. Конечно, может, если приемы и методы физического воспитания не соответствуют показателям данного возраста. Нагрузка на детский подрастающий организм, конечно, должна нарастать очень постепенно, формы физических упражнений должны быть избираемы с большим расчетом, в определенной последовательности. Педагогические приемы физического воспитания должны соответствовать опять-таки возрастным показателям. При этих условиях физическое воспитание не только не может причинить никакого вреда, но, наоборот,

[1] Доклад на конференции Академии педагогических наук РСФСР 15 апреля 1948 г. (Москва). В кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.

будет способствовать правильному развитию сил организма и использованию всех его физических способностей и возможностей.

Гораздо существеннее помнить о том исключительном воспитательном значении, которое имеет сама по себе физическая культура для развития тех задатков, которыми обладает данный индивидуум и которые могут оставаться у него совершенно не использованными в жизни, если им своевременно не будет дан надлежащий ход развития. А этот ход развития лучше всего обеспечивается различными приемами физического воспитания.

Я позволю себе остановить ваше внимание прежде всего на этой второй воспитательной стороне физической культуры.

Нужно помнить, что в процессе эволюции происходит постепенное изменение форм мышечной деятельности. В связи с этим происходит изменение форм поведения или возникают новые формы его.

Новые формы активности требуют соответственной перестройки всех условий мышечной деятельности. И начиная с таких элементарных актов, как простые защитные рефлексы, переходя к более сложным актам локомоции — передвижения тела в пространстве, — мы видим постепенное усложнение этих актов, постепенную их переработку. В процессе эволюции развиваются различные линии, происходит дифференцированное становление различных мышечных групп и различных форм их использования. И на каждой линии развития, в частности и на той, завершающим звеном которой является человеческий организм, мы обнаруживаем целый ряд последовательных этапов, которые характеризуют определенный ход развития и которые прослеживаются нами как в истории всего развития нашего вида, так и в более сокращенные сроки в ускоренных темпах в онтогенезе каждого отдельного индивидуума. И должно считаться с тем, что те формы поведения, в частности, те формы мышечной деятельности, которые имеют место у современного человека, стоящего на том или ином уровне культуры и достигшего той или иной степени совершенства в пользовании своим мышечным прибором, всегда обнаруживают определенные элементы древности, определенные древние формы мышечной деятельности и, с другой стороны, элементы большей или меньшей новизны, которые привели к тому, что из первичных форм движения выработались какие-то новые формы поведения.

Нельзя понять современную деятельность человека или высоко организованного позвоночного животного, более или менее близко к нам стоящего, не учитывая всей той истории, которая предшествовала достижению этих современных форм деятельности.

В этом процессе переделки мы устанавливаем следующие важные моменты. Ничто, конечно, не сваливается с неба, не появляются как-то вдруг новые формы поведения, не появляются вдруг новые способности. Они развиваются из каких-то задатков, которые имели место на более ранних этапах.

Приходится констатировать следующее важнейшее положение: диффузная когда-то деятельность нервной системы, характерная для самых ранних форм организма, постепенно заменяется дифференцированными формами двигательных актов. От всеобщего равномерного рассеяния нервного возбуждения в нервной системе или тех нервных приборах, которые имеются у примитивных организмов, мы постепенно переходим к более ограниченному, локальному распределению возбуждения в нервной системе и соответственно этому —

к изолированному пользованию теми или иными мышечными группами, в то время когда другие мышечные группы находятся в состоянии покоя или даже оказываются заторможенными и благодаря этому не препятствуют сокращающимся мышцам.

Такое устройство нашего двигательного прибора, которое допускает движение конечности в противоположных направлениях, сгибание или разгибание, приведение или отведение и другие отдельные компоненты двигательного акта, всегда могло бы привести к конфликту между антагонистическими мышечными группами. В действительности мы этого конфликта не видим, потому что координационные отношения в нервной системе сложились своеобразно, сложились так, что между центральными образованиями, управляющими антагонистическими мышцами, установились, как говорят, реципрокные отношения, которые сводятся в основном к тому, что при каждом данном движении сокращение одних мышечных групп связано с расслаблением антагонистических мышечных групп. Это осуществляется благодаря тому, что внутри центральной нервной системы происходит определенное распределение двух противоположных нервных процессов, противоположных проявлений нервной деятельности, — возбуждения и торможения: возбуждению одних мышечных групп соответствует торможение центров антагонистических мышц.

Само собой понятно, что было бы чрезвычайно невыгодно для организма, если бы существовали какие-то определенные, раз навсегда фиксированные отношения между мышечными группами, если бы какие-либо две мышечные группы всегда относились друг к другу как антагонисты и если бы между их центрами установились такие отношения, что возбуждение одного очага было бы всегда связано с торможением другого очага. Этого в действительности нет. Мы знаем, что организм большинства животных, а в особенности организм человека проявляет такую степень пластичности, что мы можем наблюдать на ничтожных отрезках времени смену этих соотношений. Две какие-либо мышечные группы, которые только что функционировали в качестве антагонистов, через долю секунды могут сделаться синергистами, т. е. работать вместе в одном направлении, участвовать в одном акте своим возбуждением.

Достаточно привести такой простейший пример. Возьмите нашу нижнюю конечность, возьмите коленный сустав. Мы можем согнуть ногу в колене, для этого нужно сокращение сгибательных мышц и расслабление разгибательных. В данном случае эти мышцы действуют как антагонисты. Если мы хотим совершить разгибательный акт, должны сократиться разгибательные мышцы и расслабиться сгибательные.

Но мы этой же конечностью можем воспользоваться иначе. Возьмите игру в футбол, когда в известные моменты нужно, вытянув ногу и фиксировав ее как палку, сделать движение снаружи внутрь. При этом разгибательные и сгибательные мышцы в коленном суставе работают как синергисты, сокращаются одновременно таким образом, чтобы превратить нашу ногу в единый рычаг, в единую сплошную палку, которой начинают управлять приводящие мышцы и заставляют ногу двигаться снаружи вовнутрь; отводящие боковые мышцы должны быть в это время расслаблены для того, чтобы не помешать этому усилию.

Этот частный пример показывает нам, что на протяжении коротких интервалов времени может происходить перераспределение роли отдельных мышечных групп, которые из антагонистов превращаются в синергистов, а затем из синергистов опять превращаются в антагонистов. При этом мы

не видим механической борьбы мышц на периферии, а весь процесс определяется теми потоками импульсов, которые бегут из центральной нервной системы.

Эти потоки в свою очередь определяются теми картинами распределения очагов возбуждения и торможения, которые сложатся на короткое мгновение внутри нашей центральной нервной системы и которые не только в секунду, но в тысячную долю секунды претерпевают различные изменения и дают динамическую картину, соответствующую каждому двигательному акту.

В силу определенных исторических условий в процессе эволюции, в процессе развития сложились какие-то общие, свойственные всем индивидуумам данного вида картины или, вернее, цепи картин этих распределений очагов возбуждения и торможения, которые характеризуют определенную направленность двигательных актов, определенную картину движений, свойственных для данного вида.

Сложилось несколько типичных актов, очень сложных, направленных на то, чтобы передвигать тело в пространстве для того, чтобы давать ему возможность из лежачего положения переходить в стоячее, поворачиваться с одного бока на другой, ложиться на спину или становиться на ноги. В зависимости от организации животного, от той истории, которую проделал вид в своем развитии, сложились типичные картины, характерные для всех индивидуумов каждого данного вида. Сложились определенные видовые координации, ведущие к удержанию равновесия в пространстве, к удержанию определенного положения, характерного для данного животного в пространстве, движения, направленные на выполнение защитных рефлексов, и т. п. При этом мы тут различаем мышечные сокращения, имеющие значение для самого исполнения двигательного акта, и наряду с этим целый ряд сокращений, направленных на то, чтобы создавать благоприятную исходную установку, которая обеспечит возможность выполнения нужного двигательного акта.

Вся эта картина, характеризующая двигательные акты врожденные, унаследованные, является очень сложной, она хорошо проанализирована в настоящее время, но она еще не определяет всех возможностей животного организма и в особенности человеческого. Никакого прогресса мы бы не видели, если бы у каждого вида животных имели место строго определенные, хотя бы очень уточненные координации, которые дальнейшему изменению не подлежат.

Такую картину мы видим у насекомых, очень высоко организованных животных, может быть, в некоторых отношениях организованных выше, чем организм человека, но это организмы, которые в эволюционном процессе использовали уже почти все свои потенции, которые довели свои двигательные акты до чрезвычайной уточненности и сложности. Эти акты поражают нас своей тонкостью и своей четкостью. Но вместе с тем они не претерпевают никаких изменений в индивидуальной жизни животного, кроме тех изменений, которые в определенные возрасты последовательно друг за другом протекают в соответствии со стадиями развития. Всем знакомы чрезвычайно тонкие и точные акты поведения насекомых, в частности, например, ос, которые находят свою жертву, обездвиживают эту жертву для того, чтобы обеспечить питание своим будущим личинкам.

Книга Фабра, давно написанная и переведенная на русский язык много десятков лет тому назад, вероятно, знакома очень многим лицам нашего педагогического мира. Есть огромное число наших современных

русских авторов, в частности проф. С. И. Малышев и Л. Е. Аренс, которые показывают, с какой исключительной ловкостью и уменьем оса находит какое-либо насекомое определенного вида или личинку насекомого определенного вида, нападает на него, вкалывает свое жало в определенный участок тела, так что попадает именно в нервные узлы, последовательно парализует один, или два, или три, или все имеющиеся ганглии, причем каждому виду ос соответствуют жертвы определенного вида и определенная процедура парализации нервных узлов. Одни создают полное обездвижение жертвы, другие только лишают ее возможности совершать какие-либо активные передвижения, но рефлекторные движения остаются сохраненными. Одни обездвиживают раз навсегда, другие парализуют только на несколько минут и за эти несколько минут успевают своим яйцекладом проткнуть опять-таки определенные участки тела животного, снести яйцо в тело своей жертвы и затем уйти. Через 4 или 5 мин. жертва освобождается от паралича, паралич был временный. Следовательно, имел место скорее наркоз. Насекомое-жертва продолжает свою жизнь, в то время как у него в теле заложено яйцо или яйца, развивающиеся затем в личинок. Эти личинки выедают живой организм, пока сами не созреют, а жертва гибнет, потому что все ее внутренности выедены.

Такие чрезвычайно сложные акты, характерные тем, что насекомое отыскивает определенный вид жертвы, определенным образом на нее нападает, находит те области, где можно пронзить панцирь, вкалывает жало именно в нервные ганглии, — все это до такой степени тонкая работа, которая поражает нас. Наблюдая за этими актами, мы только можем изумляться такому совершенству действий.

Но, как оказывается, достаточно чуть-чуть изменить условия, и вся эта картина оказывается невыполнимой.

Думать, что здесь имело место какое-либо научение, нет оснований, потому что животное существует только один год, оно совершает этот акт один раз в жизни, без предварительного общения с более взрослыми предками. Например, яйцо осы снесено в тело медведки, в теле медведки личинка развивалась, выела медведку, созрела, превратилась во взрослое насекомое и повторяет этот акт в отношении другой медведки в следующий сезон. Это закрепленные, унаследованные формы поведения, которые дальнейшим изменениям не подвергаются.

Совершенно иной представляется картина на той линии развития, завершающим звеном которой является человеческий организм. Здесь тоже имеются определенные наследственные формы поведения, очень уточненные и тонкие, но в процессе индивидуального развития, начиная с первых дней жизни, уже создаются условия, которые ведут к тому, что эти врожденные координационные отношения могут претерпевать известные изменения, могут задерживаться, могут затормаживаться, могут перестраиваться и вести к тому, что организм начинает осуществлять такие формы деятельности, которых не выполняли его предки и которых не выполняют другие его собратья.

Такая возможность переделки врожденных координационных отношений и замены их новыми координационными отношениями, новыми формами мышечной деятельности, следовательно, возможность создания новых динамических картин в центральной нервной системе — это характерная особенность нашей линии развития, и особенно характерна она для человека.

Какие следует сделать из этого выводы? Прежде всего чрезвычайно важно то, что эти сложные перестройки не связаны с развитием и с воз-

никновением каких-либо новых отделов центральной нервной системы или каких-либо новых мышечных групп для того, чтобы создать какое-то новое движение, новую форму деятельности. Мы обучаемся различным формам деятельности, мы обучаемся различным специальностям, один делается пианистом, другой хирургом, третий сапожником, четвертый слесарем. Все мы проделываем очень разнообразную трудовую двигательную деятельность, а кроме того, учимся танцам, беганию на лыжах и т. п. Все эти формы поведения, которые не являются врожденными, которые являются приобретенными, очень разнообразны, но используем мы для них один и тот же нервный и мышечный прибор. У лыжников и у пианистов не вырастают новые мышцы. Значит, все дело сводится к тому, что один и тот же нервный и мышечный прибор, состоящий из центральных и периферических нервных образований и из мышечного аппарата, используется на самые разнообразные лады за счет функциональных перестроек.

Эти функциональные перестройки развиваются на каждом шагу, в течение всей жизни идет непрерывная функциональная перестройка наших двигательных центров. При этом возможно, что старые элементы деятельности будут использованы как готовые формы, чтобы вступать в действие под влиянием новых сигналов. Но этого мало; важно, чтобы при тех или иных сигналах происходила перестройка самого двигательного акта. Чрезвычайно важно, чтобы в известных случаях старые формы поведения уступали дорогу новым формам поведения. Новые формы поведения требуют того, чтобы старые формы были бы заторможены и не препятствовали новым формам поведения.

Это в действительности и имеет место. В течение всей жизни организма происходит, с одной стороны, созревание определенных нервных аппаратов, происходит созревание определенных врожденных актов, организм приобретает способность делать то, чего он неспособен был делать на более ранних этапах, и вплоть до полного созревания организма все время выступают на сцену развивающиеся, достигающие определенной зрелости врожденные аппараты и их формы деятельности.

Но наш организм поставлен в очень благоприятные условия в том смысле, что окончательное созревание происходит во внеутробной жизни. С момента рождения организм, еще не вполне зрелый, еще не вполне осуществивший свои наследственные зачатки, становится под влияние разнообразных внешних условий и оказывается способным к тому, чтобы под влиянием этих новых условий перестраивать свои координации, перестраивать свои двигательные возможности.

Это обстоятельство чрезвычайно важно, потому что гораздо труднее было бы производить эти переделки, если бы организм рождался вполне созревшим, развившим в себе все свои потенциальные возможности, а потом нужно было бы эти старые возможности перестраивать.

В этом отношении чрезвычайно интересные наблюдения получаются при изучении организмов различных животных, которых мы сейчас делим на две группы: рождающихся вполне зрелыми и рождающихся не вполне зрелыми. В случае птиц речь идет о так называемых выводковых птицах и о так называемых птенцовых птицах. Выводковые рождаются вполне сформировавшимися, и в дальнейшей жизни мы не видим у них существенного улучшения или изменения их формы поведения. Птенцовые рождаются так рано, что у них еще не успели развиться все их врожденные способности; они требуют за собой ухода, требуют помощи со стороны взрослых организмов, они совершенно бес-

помощны и даже неспособны питаться сами, но под влиянием условий жизни, под влиянием имитации того, что делают старшие, под влиянием определенных толчков и сигналов со стороны старших у них начинают вырабатываться приобретенные формы поведения по принципу условных рефлексов. Врожденные деятельности, переплетаясь с приобретенными, создают новую картину.

Чем больше остается свободы для выработки приобретенных форм поведения и для переплетения их с врожденными, тем шире открываются возможности для дальнейшей деятельности данного вида. Такую же картину мы видим у человеческих организмов. Простенький пример из физиологии птиц может вам пояснить все значение этого факта.

Всем вам известна канарейка — птица, которая подверглась значительному одомашнению. На протяжении около 300 лет идет приручение канарейки; для нее созданы благоприятные условия в человеческом домашнем быту, потому что эти канарейки обладают способностью осуществлять приятное для человеческого уха пение. И вот выводят этих канареек в домашних условиях.

В Колтушском институте им. акад. И. П. Павлова проф. А. Н. Промптов вел исследования над поведением птиц. Ему удалось достичь следующих очень важных результатов. Было известно и раньше, что канарейка (за три столетия одомашненная птица) неспособна свить себе гнездо. Нужно подложить ей готовую корзинку и набросать те или иные материалы, из которых она вьет гнездо. Ее акт создания гнезда сводится к тому, что она накладывает бумажки и перья в готовую корзинку. Если вы ей дадите материал, из которого должна строиться корзинка, то она неспособна свить из него корзинку или строит ее с большими дефектами. Она может создать гнездо только при условии, если значительная часть этого процесса человеком заранее подготовлена.

Если взять ближайших диких родичей канарейки (славок), то они прекрасно вьют гнездо. Если вы берете гибридов канарейки и ее дикого родича, то гибрид способен довольно хорошо вить гнездо.

А. Н. Промптов задумался над тем, чем собственно обусловлено то обстоятельство, что канарейка не может начать гнездостроение с первых шагов и создать корзинку. Оказывается, все дело объясняется тем, что в условиях домашнего содержания для канареек устраиваются в клетках гладкие полированные жердочки, которые горизонтально укладываются на том или ином расстоянии друг от друга и параллельно друг другу. Канарейка прыгает с одной параллельной палочки на другую и всегда находит гладкую отполированную горизонтальную жердочку, на которой ей легко держаться. Ясно, что на такой горизонтальной палочке очень трудно свить гнездо. И вот, когда ей подкладывают веточки разветвленные, шершавые, кривые, гнущиеся и качающиеся, она пробует сесть на эти веточки, но не может удержаться на них. Она не может держаться на наклонной жердочке, на которой есть неровности, которая качается или гнется, потому что она привыкла держаться только на гладко отполированной горизонтальной палочке.

А. Н. Промптов поступил таким образом: он вывел канарейку, настоящую породистую канарейку, и с первых дней после вылупления посадил ее в клетку, где не было гладких горизонтальных жердочек, а куда он насовал несколько сухих разветвленных веток. Птенчик начал держаться на этих ветках. Таким образом, в течение раннего периода своего развития он все время должен был проделывать различные координации, для того чтобы удержаться на этих ветках, и в течение всего этого времени

он тренировался на том, чтобы держаться на качающейся или неподвижной гнущейся или негнущейся веточке, и оказался способным держаться при всех этих условиях. Когда выращенной в таких условиях постоянной тренировки птичке потом, в период зрелости, предоставили вить гнездо, подсунув ей нужный для этого материал, она свила самостоятельно гнездо, нисколько не уступавшее тем гнездам, которые вьют дикие родичи канарейки.

Мне кажется, из этого простого и удивительного по красоте эксперимента можно сделать очень важный для нас с вами вывод. Мы привыкли к тому, чтобы детей наших воспитывать в условиях ограждения от всяких физических напряжений, физических упражнений, мы держим их в комнатной обстановке. Между тем оказывается, что для них чрезвычайно важно уже с первых лет развития использовать свой мышечный аппарат и соответствующие ему определенные центральные образования для того, чтобы не привыкать к трафаретным ограниченным формам движения, которые создаются в комнатной обстановке нашей культурной жизни, а иметь возможность тренировать все естественные способности, которые природой заложены.

При этих условиях создается не тренировка к чему-либо особому, а создается т р е н и р о в к а т р е н и р у е м о с т и, т. е. организм становится способным в каждый данный момент приспособиться к существующим условиям и выполнить свои двигательные акты в соответствии с разнообразными требованиями меняющейся обстановки.

Отсюда возникает чрезвычайно важный вопрос и для методов физического воспитания вообще. Мы знаем педагогические системы, которые направлены на то, чтобы тренировать определенные способности у человека. Человек становится спортсменом какого-либо определенного вида или делается представителем какой-либо специальной гимнастической системы. У него путем повторных упражнений развиваются определенные формы движения, тренируют его для того, чтобы он бегал на лыжах, ездил на велосипеде, чтобы он греб и т. п. Это, конечно, очень хорошо в известном отношении. Вот он может в некотором спортивном состязании взять первенство, но заставьте иного лыжника полезть на дерево, и он не сумеет этого сделать; заставьте велосипедиста встать на лыжи, он не сумеет на них двигаться.

Существенно важно на р а н н и х э т а п а х р а з в и т и я, когда еще не вполне фиксировались отношения, когда не выработалось никаких трафаретов, б о р о т ь с я с в ы р а б о т к о й у з к и х и н е н у ж н ы х т р а ф а р е т о в, а создавать такие условия, при которых, по возможности, м н о г о г р а н н о р а з в и в а л с я бы о р г а н и з м и использовал все свои врожденные способности для того, чтобы о б л а д а т ь м а к с и м а л ь н о й п л а с т и ч н о с т ь ю нервной и мышечной систем.

Это один важный момент, на который я хотел обратить ваше внимание для вашей дальнейшей деятельности.

Теперь второе важное обстоятельство. В осуществлении тех или иных двигательных актов мы имеем дело с двумя сторонами процесса. С одной стороны, под влиянием того или иного стимула, того или иного раздражителя начинается какой-либо двигательный акт. Рефлекторно или произвольно человек производит движение. За этим следует всегда ответный акт, который основан на том, что вся наша мускулатура, все наши суставные связки, все сухожилия, которые связывают мышцы с костями, обладают органами чувств, от которых специальные нервные проводники идут

к центральной нервной системе. Это аппараты так называемого мышечного чувства, или двигательного чувства. Им дают различные названия, говорят о кинестетическом, говорят о проприоцептивном аппарате. Мышцы меняют свое напряжение, меняют свою длину, кости перемещаются по отношению друг к другу, связки и сухожилия претерпевают изменения в напряжении.

Отсюда возникают целые серии, потоки импульсов, которые бегут к центральной нервной системе и воспринимаются нами определенным образом. Мы получаем отчет о том положении, в котором находились эти аппараты сначала и в какое они пришли при выполнении движения.

Наряду с определенными сознательными ощущениями, которые позволяют нам всегда дать себе отчет (а если понадобится — дать отчет другим), в каком положении находится та или иная часть нашего тела и как эти части нашего тела расположены по отношению друг к другу, мы, кроме того, имеем возникновение определенных рефлекторных актов, которые направлены на то, чтобы создать новое равновесие в организме. Ведь всякое передвижение какой-либо части тела ведет к нарушению равновесия, которое могло бы сопровождаться падением тела. Но под влиянием импульсов этой кинестетической системы сейчас же выступают на сцену компенсаторные движения, которые ведут к тому, что или конечность фиксируется в этом положении и возникают компенсаторные движения других конечностей и организм удерживает новое равновесие, или переместившаяся конечность возвращается в исходное положение.

Это чрезвычайно важный аппарат, без которого правильные координации не могли бы осуществляться и во всяком случае не могли бы гладко осуществляться те бесконечно длинные вереницы движений, которые мы обычно совершаем. Ни один двигательный акт не обрывается, он переходит в следующее движение, мы имеем движения ритмические, движения последовательные, и все эти переходы от одних двигательных этапов к другим не могли бы гладко и бесперебойно осуществляться, если бы не существовало проприоцептивной системы, которая вызывает ответные рефлекторные движения после каждого начинающегося двигательного акта.

Для нас сейчас очень важно то обстоятельство, что эти волокна проприоцептивной или кинестетической чувствительности достигают высших отделов центральной нервной системы и приводят к возникновению субъективно воспринимаемых нами ощущений, к определенным переживаниям, при которых мы субъективно чувствуем, стоим ли мы на ногах, бежим или сидим. Нормальный субъект может всегда точно отдать себе отчет в том положении, которое занимают отдельные части его тела.

Но особенно важно, что по принципу выработки приобретенных рефлексов, по принципу выработки временных связей могут создаваться определенные взаимоотношения между теми или иными закономерностями внешнего мира и картинами возбуждения в нашей кортикальной кинестетической зоне.

Если мы несколько раз выполнили определенное движение и получили определенный субъективный отпечаток от этого выполненного движения и в то же время было произнесено какое-либо слово, которое обозначает этот двигательный акт, то мы потом по этому словесному сигналу можем воспроизвести это же движение.

Дело сводится к тому, что определенная кинестетическая картина возникла у нас в центральной нервной системе и связалась по принципу

временной связи с каким-либо сигналом, например со словами «подними руку». Первый раз это движение может быть показано ребенку или человеку; учитель говорит «подними руку» и поднимает руку. По имитационному акту ребенок повторяет это движение. Но в дальнейшем нет уже надобности показывать движение, вы ему скажете «подними руку», у него возникает в кинестетической зоне определенный комплекс возбуждений, который дает ему возможность послать определенные импульсы и это движение совершенно правильно выполнить.

Тут встает перед нами чрезвычайно важный с педагогической точки зрения вопрос. Как обучать ребенка и что может ему дать физическое воспитание?

Физическое воспитание заключает в себе различные формы использования двигательных приборов в виде упражнения естественных двигательных актов, в виде использования игр, в виде использования специальных гимнастических упражнений. Эти упражнения могут быть большей или меньшей сложности, но они могут быть направлены на две различных стороны.

С одной стороны, на максимальное развитие и восстановление тех форм движения, которые свойственны были нашим предкам и которые в процессе эволюции оказались в большей или меньшей степени подавленными, которые в нашей культурной жизни еще больше подавляются, так что это подавление ведет к тому, что человек может в конце концов оказаться беспомощным. Упражнение в этих старых формах движений, которые от природы нам даны, но в условиях современной жизни оказываются частично затушеванными, составляет важный момент вскрытия и выявления всех врожденных потенциальных возможностей, которыми обладает данный организм.

В дальнейшем вы переходите к перестройке этих врожденных отношений, к тому, чтобы научить ребенка в каждый данный момент создавать новые координации. Хотя он может выполнить старые координационные акты, нужно научить его подавлять старые, чтобы выполнять новые.

Встает принципиальный вопрос, который покойный Петр Францевич Лесгафт пытался разрешить определенным путем, мне кажется, с точки зрения современной физиологии не вполне правильно.

Он представлял себе, что можно из общей массы двигательных актов выделить изолированные первичные движения, элементарные движения; нужно упражнять эти элементарные движения и потом определенным образом их комбинировать.

Я не думаю возражать против системы и метода П. Ф. Лесгафта, я только хочу внести известную поправку в теоретическую сторону. Мы не имеем первичных элементарных движений, наоборот, первичным движением является общее движение всех мышц организма. Дифференцировка рассеянного по центральной нервной системе возбуждения вторично приводит к изолированным двигательным актам в силу того, что подавляющее большинство отделов центральной нервной системы тормозится и возбуждение только из определенных очагов по определенным путям бежит к мышцам. В каждый данный момент это уточненное движение может превратиться в генерализованное, обобщенное.

Можно привести очень большой ряд фактов, свидетельствующих, что ограниченное движение станет обобщенным и вызовет общее возбуждение всей двигательной системы. Мы это знаем хорошо и на взрослых людях при известных состояниях нервной системы, и у детей, когда малейшее начавшееся движение переходит в общее возбуждение и застав-

ляет ребенка проделывать десятки двигательных актов без всякой надобности.

Когда мы перерабатываем, переделываем двигательные акты, мы должны руководствоваться не тем принципом, чтобы сначала создать элементарные акты и эти элементарные акты друг с другом скрещивать. Нужно дать возможность развиться известной степени генерализации и эту генерализацию ограничивать и направлять возбуждение в другие очаги.

Процесс тренировки и переработки координаций входит в систему игр и в систему гимнастических упражнений. Одну из важнейших задач составляет, с одной стороны, выявление старых форм движения, с другой стороны, упражнения в том, чтобы эти старые формы заменять новыми формами движения. Научиться подавлять старые акты для того, чтобы выполнить новые. При этом возникает вопрос: какие врожденные способности ребенка использовать для того, чтобы привить ему новые навыки? Тут нужно учесть очень важную принципиальную сторону вопроса. Как известно, в раннем возрасте у ребенка в чрезвычайно резкой степени выражена способность подражания, способность имитации. Если вы при ребенке проделываете тот или иной двигательный акт руками, ногами, головой или выполняете речевой акт, то ребенок может все эти акты воспроизвести на основе оптической имитации, а в случае речи еще и на основе имитации акустической. Следовательно, можно его научить очень многому путем показа.

Учитель будет делать те или иные упражнения молча, а ребенок будет их повторять. Этот прием может и должен быть использован на ранних этапах развития ребенка. Но можем ли мы этим ограничиваться?

И. П. Павлов, основатель современного учения о высшей нервной деятельности, показал, что наиболее важной, наиболее характерной особенностью человеческого организма является его способность использовать вместо конкретных явлений внешнего мира определенные их знаки или обозначения. Он не только может создавать эти знаки, но может этими знаками пользоваться в своей жизни, не прибегая к помощи конкретных явлений природы или окружающего мира. Конечно, используемые нами средства обозначения сами по себе тоже являются конкретными, но не имеют ничего общего с обозначаемыми явлениями.

Особенно большое значение приобретают так называемые с л о в е с н ы е з н а к и, слова, которыми мы обозначаем те или иные предметы, тех или иных лиц, те или иные живые существа, те или иные действия, те или иные явления природы.

В частности, если мы имеем дело с двигательными актами человека, то мы можем воспользоваться словесным обозначением частей тела, словесным обозначением тех двигательных актов, которые этими частями совершаются. Можно словесными знаками характеризовать определенные части пространства, определенные направления в пространстве, определенные скорости движения и т. д. И, следовательно, можно описать тот или иной двигательный акт и потом из этого описания отдельных моментов создать еще более отвлеченный знак или символ, который будет характеризовать весь двигательный акт в целом.

Это чисто человеческая способность, которой нет у окружающих нас животных, даже у обезьян. У собак вы можете выработать реакцию на «дай лапу»: ловите момент, когда собака дает лапу, и в это время приговариваете «дай лапу». Совершенно другое дело у человека, которому вы можете дать очень сложный заказ, не прибегая к механическим приемам.

На основе того, что человек в раннем возрасте делал определенные движения и окружающие взрослые произносили при этом слова, обозначающие эти движения, вы можете потом эти словесные знаки использовать и заставить ребенка выполнить новые более или менее сложные акты по словесному заказу.

Это есть использование той высшей способности, того высшего нервного прибора, который И. П. Павлов обозначил словами «вторая сигнальная система».

Эта вторая сигнальная система — возможность использования словесных или иных знаков вместо обозначаемых ими предметов, возможность оперирования знаками и выполнения сложных действий на больших отрезках времени за счет тех нервных процессов, которые лежат в основе второй сигнальной системы, — есть характерная способность человеческого организма.

В вопросах обучения гимнастике или играм, в методе физического воспитания нельзя не считаться с тем, что два приема могут быть параллельно использованы и ни тот, ни другой не должен быть игнорирован, не должен быть заброшен.

Если бы мы имели дело с примитивными существами, а не с человеческим организмом, то мы могли бы ограничиться тем, чтобы все физическое воспитание вести на основе использования имитационного акта, т. е. проделывать при ребенке те или иные движения, рассчитывая на то, что он сумеет это повторить, и достичь известного результата. Но при этом условии вы у него вырабатываете лишь те формы движений, которые вы ему умели показать.

Гораздо шире поле физического воспитания, если вы на раннем этапе использовали этот имитационный прием и таким образом добились того, что известные кинестетические образы в мозгу ребенка связались с определенными знаками, обозначающими движение, а затем вы упражняете его в том, чтобы он по вашим словесным заказам комбинировал эти кинестетические картины и выполнял заданные двигательные акты. Дальше вы можете перейти к тому, чтобы несколько символов комбинировать вместе, и ребенок будет в состоянии создавать новые одновременные или последовательные комбинации движений, которых он раньше не делал.

Это максимальное использование тех задатков, которые свойственны человеку и которые отличают человеческий организм от других представителей животного царства.

Я должен вернуться к П. Ф. Лесгафту. Я только что позволил себе сказать, что П. Ф. Лесгафт не совсем правильно представлял себе процесс перестройки координации в том смысле, что он допускал существование элементарных движений, из которых складывается суммарное движение, тогда как мы сейчас считаем, что первичным является генерализованное движение, на фоне которого вырастают отдельные уточненные двигательные акты. В этом случае я как бы пошел вразрез с П. Ф. Лесгафтом.

Но наряду с этим я считаю себя обязанным сказать, что то, что И. П. Павлов выдвинул под именем второй сигнальной системы, о чем я сейчас позволил себе вам докладывать, было предвосхищено П. Ф. Лесгафтом в его методе обучения. Именно Лесгафт был проводником так называемого словесного метода взамен метода показа. Он боролся с тем, чтобы гимнастические упражнения проводились только в форме показа, и настаивал на том, чтобы научить детей действовать

по словесным сигналам путем воспроизведения тех кинестетических картин, которые соответствуют каждому двигательному акту.

Для нас должно быть чрезвычайно приятно то, что на основе первичных указаний И. М. Сеченова о роли кинестетических приборов в складывании человеческой личности П. Ф. Лесгафт создал свой метод физического воспитания и образования, а с другой стороны, И. П. Павлов развил учение о высшей нервной деятельности, доведя его до уровня разработки второй сигнальной системы, и что эти два представителя различных наук — анатом с одной стороны, физиолог с другой, — работавшие всегда порознь, пришли к результатам, которые могут быть сейчас связаны, объединены и которые дают возможность в наших научных представлениях о развитии нервной системы человека и о системах воспитания нервной системы человека построить общую картину. В этом отношении наша наука далеко превосходит науку зарубежных стран.

Об этих трех представителях нашей русской науки я счел своим долгом напомнить, потому что в их исследованиях и в их исканиях мы находим твердую, прочную опору для научной рациональной постановки дела физического воспитания.

Я должен с чувством глубокого удовлетворения сказать, что целый ряд вопросов, связанных с правильной постановкой физического воспитания и образования, разрабатывается в учреждениях, носящих имя Лесгафта: как в Институте физической культуры, который целиком направил свои силы в эту сторону, так и в Естественно-научном институте, где разрабатываются вопросы высшей нервной деятельности и координационных отношений в организме.

Я надеюсь, что эти вопросы в ближайшее время займут достаточно видное место в системе работ советских физиологов, врачей и педагогов и подрастающее поколение наших граждан будет подготовлено к своей дальнейшей деятельности лучше, чем были подготовлены мы. Научная постановка физического воспитания является твердой, прочной гарантией тех успехов, которые ожидают нас в будущем.



НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ РАБОТЫ ИНСТИТУТА ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ [1]

ВЫСТУПЛЕНИЕ НА ОТКРЫТИИ СЕССИИ 27 ИЮНЯ 1948 г.

Сейчас мы приступаем к проведению очередной годовой сессии Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова. Я считаю, что мы должны в первую очередь почтить память Ивана Петровича вставанием. (*Все встают*).

Мы собрались для того, чтобы отдать себе и всем, интересующимся делом Ивана Петровича, отчет о той работе, которая проведена со времени прошлой сессии, проверить правильность тех путей, по которым идут наши исследования, дать оценку полученным результатам и на основе последующих критических замечаний исправить возможные ошибки и повысить качество нашей работы. Мы должны ясно отдавать себе отчет, что при том огромном размахе, который приняло дело Ивана Петровича, могут быть ошибки, недосмотры (некоторые стороны работы вообще недостаточно отмечены) и некоторые слишком далекие отклонения от основной линии. Эти все вопросы должны быть подвергнуты обсуждению на сессии после того, как будет изложен главный материал, представленный в нашей программе.

Само собой разумеется, что трехдневная сессия не может охватить весь накопившийся в институте материал. Мы вынуждены были, как и в прошлые годы, включить в программу только ограниченное число докладов. Значительную часть материала за недостатком времени пришлось опустить. Те товарищи, которые остались в стороне, не должны быть в претензии. Это не значит, что их материал менее ценен, менее значителен, но мы должны были в силу ограниченности времени поставить только определенное число докладов с тем, чтобы отметить важнейшие направления работы. Среди этих направлений работы вырисовывается несколько очень важных, которые нашли себе отражение и в программе. Прежде всего мы продолжаем ту основную линию работы, которую создал Иван Петрович, — именно изучение условнорефлекторной деятельности как основы высшей нервной деятельности животных и человека, как элементарной составной части корковой деятельности, истинной физиологии головного мозга, как говорил Иван Петрович, физиологической основы психических явлений.

Это направление работы продолжает развиваться; развивается как изучение условных рефлексов в норме, так и изучение патологии высшей нервной деятельности в чисто лабораторных условиях. Но наряду с этим

---

[1] Третья научная сессия Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова в селе Павлове (бывш. Колтуши) состоялась 27—29 июня 1948 г. В кн.: Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.

продолжается вторая основная линия, которую наметил Иван Петрович, — «генетическое изучение высшей нервной деятельности». Мы стремимся довести до конца ту мысль, которую высказал Иван Петрович, о возможности выявления и путем отбора и посредством воспитания и влияния внешней среды, создания определенных типов не по каким-либо анатомическим, морфологическим или другим признакам, а по признакам, характеризующим типовые особенности нервной системы. В этом отношении работа развивается довольно успешно, несмотря на некоторые трудности, которые были созданы войной и ее последствиями.

Затем я должен отметить как большое достижение укрепление нашей работы в психиатрической и неврологической клиниках, где идеи Ивана Петровича продолжают развиваться и укрепляются в нескольких направлениях (с нескольких сторон).

Некоторое своеобразие наших исследований заключается в том, что наряду с основными положениями динамики высшей нервной деятельности, созданными Иваном Петровичем, мы учитываем также данные эндокринологии и физиологии вегетативной нервной системы, используя то учение об адаптационно-трофический роли симпатической нервной системы, которое было развито мной и моими сотрудниками еще при жизни Ивана Петровича.

Такое сочетание оказывается чрезвычайно плодотворным, и из ряда сообщений вы увидите, что путем комбинации этих двух основных линий физиологического исследования удается проникнуть в некоторые трудные вопросы психиатрии и неврологии. В этом направлении работа у нас развивается здесь, в Ленинграде, и в значительной степени в Московском отделении нашего института, которым руководит А. Г. Иванов-Смоленский.

Работа наша развилась также в направлении сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. Благодаря тем особенно благоприятным условиям, которые мы имеем в Колтушском институте, удалось поставить изучение высшей нервной деятельности по целому ряду линий эволюционного развития, и плоды этого сравнительного изучения тоже будут здесь представлены.

Я очень рад, что в нашу работу включился А. Н. Промптов, уже в прошлые годы доставлявший нам особенное удовольствие своими блестящими исследованиями, и С. И. Малышев. А. Н. Промптов уже успел прочно встать на позиции павловского учения. С. И. Малышев, имевший раньше несколько другие установки, тоже в настоящее время крепко связывается с нами, и мы, несмотря на некоторые различия в формулировках и высказываниях, все-таки умеем найти единый язык. Таким образом, создается возможность проведения общих, принципиально правильных взглядов на эволюцию инстинктов, на эволюцию форм поведения и установить те связи, те зависимости, которые позволяют в высшей нервной деятельности человека, в особенности в ее патологических проявлениях, найти объяснение благодаря данным сравнительной физиологии. И вместе с тем сравнительная физиология имеет возможность у нас в институте черпать определенные объяснения тех явлений, которые для чистого биолога, отвлеченного от связи с человеческой высшей нервной деятельностью, могли бы показаться малопонятными.

Еще одна важная особенность наших исследований заключается в том, что мы в этом институте сочетали изучение вопросов высшей нервной деятельности с разработкой некоторых специальных вопросов общей физиологии, развиваемой на эволюционных основах и составляющей важнейший материал для изучения эволюции функций. Наше внимание направ-

лено на изучение нервно-мышечного прибора, рефлекторной деятельности, эволюции мышечной ткани, и тут я должен отметить чрезвычайно важные исследования, которые проводятся в этом направлении, в частности, А. К. Воскресенской. Результаты этих исследований приводят нас все больше и больше к убеждению в том, что эволюционный процесс протекает по строго определенным закономерностям, что, несмотря на чрезвычайно большие различия в морфологическом и функциональном отношении отдельных линий развития, все-таки существуют какие-то общие закономерности, которые в новой форме, в особой форме, но заложены в процессе эволюции функций у различных представителей животного царства.

Вот это объединение, экспериментальное установление общих закономерностей является, конечно, чрезвычайно важным звеном нашей работы. Ведь научное исследование все время направлено на то, чтобы выявить два противоположных течения, которые обнаруживаются во всех явлениях природы. В живой природе они особенно заметны. С одной стороны — это тенденция к дифференцированию, к расчленению, к образованию новых функций и новых форм поведения, а с другой стороны, все-таки существуют какие-то общие черты и тенденции, которые весь разнообразный животный мир позволяют охарактеризовать как единый живой мир, как нечто подчиненное общим основным биологическим закономерностям.

Наши исследования в этом эволюционном направлении чрезвычайно интересны. Они дают нам возможность постоянно выявлять значение каждой из двух основных тенденций природы: с одной стороны, постоянного дифференцирования, постоянного расчленения и, с другой стороны, подчинения и стремления удержать основные черты и тенденции.

Явления, которые мы таким образом широко охватываем в животном мире, лежат и в основе высшей нервной деятельности, изученной Иваном Петровичем. Иван Петрович все время подчеркивал значение двух тенденций, проявляющихся в условнорефлекторной деятельности: непрерывное дифференцирование и непрерывное обобщение, анализ и синтез происходящих явлений. И несомненно, что эти закономерности высшей нервной деятельности являются, конечно, отражением всего происходящего в живом мире. Вот почему Ивану Петровичу так легко, как никому другому, удалось построить замечательное учение о высшей нервной деятельности. Строго естественнонаучное, абсолютно точное, оно вместе с тем явилось для нас орудием, чтобы в широком кругу жизненных явлений, уже далеко отошедших от основного предмета изучения Ивана Петровича, находить те же линии развития, те же линии столкновения противоречий, которые так отчетливо выражены в природе.

Данная основная характеристика наших исследований, мне кажется, в достаточной мере выявится после представления конкретного материала, добытого нашими товарищами по различным разделам работы.

За истекший год мы понесли две большие потери. Скончался ученик Ивана Петровича, много сил положивший на развитие института и на участие в его работе, — Василий Федорович Плешков, с основания института работавший здесь, сначала в качестве ветеринарного врача, потом в качестве научного сотрудника. Он полюбил дело Ивана Петровича и все свои силы отдавал работе в этом направлении. Затем совсем недавно мы понесли непоправимую потерю: скончалась одна из ближайших сотрудниц Ивана Петровича — Мария Капитоновна Петрова. В лице Марии Капитоновны мы потеряли человека, за 25 с лишним лет работы с Иваном

Петровичем внесшего огромный вклад в дело разработки учения об условных рефлексах. Но не мне напоминать вам те заслуги, которые имела Мария Капитоновна, тот огромный материал, который она накопила благодаря своей неутомимой, кипучей энергии. Я только напомню, что весь раздел экспериментальных неврозов в значительной степени был разработан силами Марии Капитоновны, и Мария Капитоновна прекрасно отдавала себе отчет в отношении каждого отдельного факта и всего учения Ивана Петровича в целом. Она являлась для нас одной из могучих сил, помогавших нам держаться правильной линии, тех позиций, на которых мы стоим. Вместе с тем она всегда имела смелость подчеркнуть замеченные ошибки и недочеты и резко поставить вопрос о необходимости выправления линии. За эту категоричность, за прямоту, за умение совершенно отчетливо, резко и быстро реагировать на всякие ошибки наши я особенно уважал и любил Марию Капитоновну и считаю, что потеря Марии Капитоновны для нас является очень большой, непоправимой утратой.

Я предлагаю почтить память Марии Капитоновны и Василия Федоровича вставанием. (*Все встают*).

Разрешите теперь перейти к нашей практической работе и объявить сессию Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности открытой.

ВЫСТУПЛЕНИЕ ПРИ ОБСУЖДЕНИИ ДОКЛАДОВ 28 ИЮНЯ 1948 г.

Я позволил себе взять слово для того, чтобы сделать несколько общих замечаний по поводу всех сегодняшних докладов, выступлений в прениях и вообще способа трактовки тех или иных фактических данных. Поэтому мои замечания не адресуются специально к отдельным докладчикам или отдельным лицам, выступавшим в прениях, а будут касаться более общих вопросов.

В частности, по поводу утреннего заседания. Мне бросилось в глаза следующее обстоятельство: наблюдалась некоторая — пользуясь выражением, сегодня часто употреблявшимся, — диссоциация между докладчиками и оппонентами, в том смысле, что они не делали достаточной разницы между констатацией определенных фактов, описательной стороной наблюдений и физиологической их трактовкой. Очень часто приходилось наблюдать (как и на других конференциях и съездах), что тот или иной исследователь описывает определенные явления и даже не делает попытки дать какую-нибудь физиологическую трактовку, а ему делают возражения или оспаривают его представления на том основании, что это-де такой, а не иной механизм.

Мне кажется, нам нужно при нашей работе, как в процессе экспериментирования, так и при публикации и обсуждениях, строго различать эти две стороны дела: описание найденных фактических отношений и выяснение тех физиологических механизмов, которые лежат в их основе.

Теперь относительно вечернего заседания, в частности в отношении электрофизиологических исследований. Если мы сейчас в области электрофизиологических исследований периферической нервной системы нашли уже более или менее общий язык и общий критерий оценки фактов, то этого совершенно нельзя сказать в отношении электрофизиологического изучения процессов в центральной нервной системе. И тут существенно важный момент заключается в том, что каждый исследователь применяет ту или иную, иногда очень совершенную, хорошую методику, но отличную

от методики другого исследователя. Не учитывая данного обстоятельства, начинают спорить. Ведь это все равно, как люди надели бы очки из различных цветных светофильтров — один взял бы красные, другой желтые, третий синие — и стали бы доказывать друг другу, что весь мир является красным, или желтым, или синим.

Можно привести и другое сравнение. Если посмотрите в Институте судебной экспертизы фотографии документов, заснятых в инфракрасном, в видимом и в ультрафиолетовом свете, то убедитесь, какая резкая между ними разница. В инфракрасном свете обнаруживаются одни явления, в ультрафиолетовом — другие, в видимом — третьи, — ничего похожего.

А когда мы занимаемся электроэнцефалографией, то, оказывается, один исследователь берет два корковых пункта, другой — корковый и подкорковый пункты, один пользуется одними усилителями, другой — другими, у одного — медленная регистрация, у другого — быстрая, электроды не совсем одинаковые, да вдобавок и животные разные; один улавливает одно, другой — другое, третий — третье, и вместо того, чтобы синтезировать результаты, сопоставить и дать развернутую картину наблюдаемого при тех или иных условиях, начинаются часто ненужные споры. Один улавливает дыхательные ритмы, другой их не видит, начинается оспаривание. Один говорит: дыхательные ритмы есть, нет локальных реакций; другой говорит: есть локальные реакции, нет обобщенной реакции. Между тем констатированное любым из этих методов составляет только ничтожную долю того, что мы должны увидеть, и лишь путем сопоставления и наслаивания одного на другое и учета всей методической обстановки можно сделать окончательные, правильные выводы.

Это я говорю не потому, что мне хочется как-то обидеть докладчиков или их оппонентов, а потому, что мы должны стремиться сейчас использовать, с одной стороны, все разнообразие возможных методик и, с другой стороны, найти общие приемы исследования, которые дадут нам возможность получить сравнимые результаты. Вот это — основное условие научно-исследовательской работы. И требуется, чтобы одни и те же вопросы были исследованы различными методиками, с применением различных условий — спектрального и амплитудного анализа наблюдаемых явлений; только при этом условии мы в состоянии будем прийти к правильным выводам относительно тех явлений, которые вскрываются данными электроэнцефалографического метода.

А метод этот действительно значительно более плодотворный, чем можно было себе представить еще несколько лет тому назад и чем это казалось самому Ивану Петровичу. Я помню, когда к Ивану Петровичу обратились за несколько лет до его кончины с предложением организовать электроэнцефалографический кабинет для того, чтобы параллельно с изучением условных рефлексов вести работу электроэнцефалографически, он отмахнулся и сказал, что от этой «проволочной физиологии» ничего ожидать нельзя. Ему этот метод казался неинтересным и неважным. Между тем мы сейчас видим, что изучение электрических потенциалов мозга может оказаться не менее плодотворным, чем изучение электрических потенциалов периферической нервной системы и мышечной. И мы должны приложить все старания, использовать технические возможности, которые у нас уже имеются в руках, и еще могущие возникнуть, чтобы найти пути для правильного сопоставления фактов и оценки всего материала, вскрываемого при различных технических условиях экспери-

мента. Конечно, при этом нужно исключить такие технические условия, которые являются сами по себе порочными.

Далее, несколько слов по поводу докладов, связанных с изучением гипноза. Я не специалист в области гипноза, никогда экспериментально им не занимался, но с большим интересом следил за развитием работ и сейчас внемлю всему, что делается у нас в этой области и в области применения гипноза к анализу тех или иных явлений. Однако мне кажется, что в наших сегодняшних прениях проскользнула одна не совсем правильная мысль.

Когда мы говорим о диссоциации (употребляют разные термины — диссоциация, я чаще употребляю слово «расслоение», можно говорить о распаде, о сегрегации), речь идет, как правильно было сказано одним из оппонентов, о частичном сне, о том, что одни образования мозга находятся в состоянии сонного торможения, другие свободны от него. При этом последние могут оставаться или в покойном состоянии, или быть активизированы, или усилены либо за счет иррадиации возбуждения со стороны других мозговых образований, либо за счет индукции; когда одни образования заторможены, другие освобождены от торможения и повышают свою активность, что мы и наблюдаем. Но по каким путям идет эта диссоциация, это расслоение? Тут можно и нужно представлять себе тысячу всяких возможностей. Мне кажется, только глубокая, очень глубокая степень гипноза, так же как очень глубокая степень физиологического сна, наркоза и патологического расслоения мозговой деятельности, может принимать такие формы, которые внешне выражаются, как у кататоников, или в каталептоидном состоянии, или в состоянии ступора, с ригидностью, длящейся неделями и сутками. Это чрезвычайно глубокие степени расслоения, когда кора целиком заторможена, освобождены подкорковые образования или даже часть подкорковых образований оказывается глубоко заторможенной.

Приходится (по аналогии с экспериментами над животными) считать, что состояние большой мышечной ригидности обязано своим возникновением торможению не только коры, но и таламической области, тогда как каталептоидное состояние, вероятно, связано с бодрствованием таламической области при заторможенности коры. Но все это — глубочайшие проявления или гипнотического, или патологического, или наркотического торможения, а когда речь идет о более легких степенях (торможения), мы должны и в коре различать разные уровни и разные линии распада и расщепления. Вовсе необязательно, чтобы расщепление шло между капитальными системами нашего организма, нашей центральной нервной системы.

Можно себе представить тот случай, о котором говорил Б. Н. Бирман, как о расслоении между второй и первой сигнальными системами. Это почти такой же глубокий распад, как распад, ведущий к каталепсии или к состоянию общей ригидности характера децеребрационной. Те случаи, о которых сегодня здесь говорили, в частности Борис Наумович, мне кажется, нельзя трактовать как расслоение между второй и первой сигнальными системами. Если больной дает вам отчет о том, что вы ему сказали «будь стариком» и он отвечает «я чувствую, что я не старик, а вместе с тем не могу согнуть спину», то тут — все элементы рассуждения, это проявление деятельности второй сигнальной системы, это никак нельзя отнести целиком к первой сигнальной системе. Значит, тут речь идет не о распаде связи между двумя основными системами нашего организма, а теми функциональными системами, которые сложились в жизни данного

индивидуума за счет участия как первой, так и второй сигнальных систем, т. е. тех функциональных структур, которые на различных этапах его жизненного цикла возникли, сформировались и в большей или меньшей степени укрепились.

Мы можем себе представить, следовательно, одно расслоение (что имеет место в действительности) по возрастным системам, по этапам возраста; мы можем себе представить расслоение по профессиям, которые данному человеку были присущи в различных этапах его жизни: один был сначала инженером, потом сделался физиологом, другой был сначала педагогом, потом сделался врачом, третий был врачом, потом сделался финансовым агентом. Можно себе представить, что в состоянии гипноза все эти люди дали бы различную картину расслоения, один мог бы из физиолога «превратиться» в инженера, из финансового агента — в физиолога.

В естественной жизни, без всякого гипноза, может иметь место такое расслоение по системам, а в гипнозе вы вызываете по вашему произволу на короткое время и создаете ту или иную степень расслоения.

Дальше, представим себе еще более дробные расслоения, которые будут вести к тому, что какие-то определенные функциональные структуры могут быть включены при полной сохранности всего остального или, наоборот, все будет заторможено и только одна функциональная структура останется сохранной. В этом-то и заключается интерес детального изучения корковой деятельности у животных и у человека, что мы имеем возможность теми или иными способами вычленять из всего огромного жизненного опыта, оставившего след в центральной нервной системе, отдельные функциональные структуры уже не по уровням их локализации в центральной нервной системе, а по поперечным линиям, по радиальным плоскостям, которые ведут к образованию уже на различных уровнях единой, сложной, многоэтажной функциональной структуры.

Вот, мне и кажется, что без учета этой возможности расслоения по системам основным и по системам функциональным, по функциональным структурам, мы никогда не разберемся в той картине, которая имеет место. И тогда станет понятно, что и в наблюдениях Ф. П. Майорова одна и та же внешняя картина, картина, характеризующая сомнамбулическое состояние, может наблюдаться в период выхода из глубокого гипноза, в переходные стадии из глубокого в поверхностное гипнотическое состояние, и она же может с некоторыми детальными отличиями выступать и в другой форме гипноза. Но я должен присоединиться к Федору Петровичу в том отношении, что, как мне кажется, те явления, которые он наблюдал, конечно, больше подходят под картину поверхностного, частичного расслоения, чем глубокого распада.

Тут я должен подчеркнуть особенное значение исследований в области гипноза и выразить надежду, что общими силами удастся найти такие приемы, которые дадут возможность чисто физиологическими методами характеризовать степень расслоения нервной системы по этажам и в то же время выявить те расслоения, которые будут сопоставлены нами на основании признака функциональных структур. Данные физиологического эксперимента мы вправе и должны сопоставлять с тем, что и в патологии нервной системы могут иметь место комбинированные случаи, когда одна часть симптомов будет обязана поэтажному расслоению, а другая — возникновению этих структурных распадов или структурных диссоциаций.

Эти мои замечания я сделал для того, чтобы в будущем нам еще больше друг друга понимать и больше сделать для улучшения наших знаний.

ВЫСТУПЛЕНИЕ ПРИ ЗАКРЫТИИ СЕССИИ 29 ИЮНЯ 1948 г.

Я взял слово, несмотря на утомление аудитории, для того чтобы сказать несколько заключительных слов по поводу всех заслушанных здесь докладов и тех прений, которые имели место.

Прежде всего я должен повторить то, что прозвучало уже в словах выступавших и хорошо было формулировано В. В. Строгановым, — сессия является показателем, в какой мере учение Ивана Петровича Павлова оплодотворило науку и показало нам широчайшие пути для исследования. Оно дало толчок физиологии и клинике теснейшим образом связаться между собой и идти общими путями и общими силами стремиться к пониманию высшей нервной деятельности именно человека. Надо поражаться тому, с какой отчетливостью в патологии высшей нервной деятельности человека выявляются основные закономерности, которые Иваном Петровичем и его сотрудниками были установлены на таком сравнительно простом объекте, как пищевые условные рефлексы слюнной железы собаки. Иван Петрович резко ограничил круг своих наблюдений, выбрал сознательно очень маленький объект и подчеркнул, что чем он проще, тем большего можно достигнуть. И, действительно, на условнорефлекторной деятельности слюнной железы И. П. Павлов установил целый ряд закономерностей, которыми мы сейчас свободно пользуемся.

Многим кажется, что перенесение этих закономерностей является упрощенчеством. Можно упрощенчески подходить, но все-таки я не скажу, чтобы у кого-нибудь из нас или из отсутствующих здесь наших товарищей имело место это упрощенчество. Речь идет только о том, что на первых этапах при попытках к тому или иному перенесению закономерностей высшей нервной деятельности из лаборатории в клинику встречаются большие затруднения, пораженность слушателей — первая попытка! — а потом создается тоже известного рода тренировка, тренировка мозговых функций слушателей, даже угасание скептицизма у противников. И в конце концов элементарные понятия, вполне ясные тому, кто упорно и долго работает над вопросом, становятся доступными или, как теперь говорят, доходчивыми до нервной системы людей, настроенных сначала скептически.

Поэтому если даже сейчас в нашей среде иногда появляются совершенно естественные и нужные нотки скептицизма, критики, требования переоценки тех или иных фактов, то, конечно, это не нужно воспринимать болезненно, а надо смотреть как на стремление уточнить, улучшить и привести в конце концов исследование на тот высокий уровень, который сделает нашу работу не только ясной для нас, но ясной и бесспорной и для тех, кто стоит вне нашей школы, в особенности для тех, кто подходит к ней с большим или меньшим скептицизмом.

Теперь я хочу сказать несколько слов по существу затронутых здесь вопросов. Меня на данном отрезке времени очень интересуют работы в наших клиниках, как в нервной — органической и функциональной, так и в особенности в психиатрической. Те сообщения, которые были сделаны здесь в сегодняшних двух заседаниях из наших ленинградских клиник и из московского филиала, являются, с моей точки зрения, чрезвычайно интересными и важными, льют воду на одну и ту же мельницу и в полной мере друг с другом гармонируют, друг друга поддерживают и дают надежду на дальнейшие успехи.

Следует несколько слов сказать относительно оценки тех или иных клинических симптомов с точки зрения элементарных физиологических закономерностей.

Мне хочется внести некоторую определенность в те вопросы, которые еще недостаточно ясны в результате всех заслушанных здесь докладов и выступлений.

Остановлюсь на докладе Н. Н. Трауготт. Можно ведь по-разному подходить к обсуждаемому вопросу. Доклад Натальи Николаевны особенно интересен и ценен потому, что он охватывает совершенно ограниченный круг расстройств, наблюдаемых в психиатрической клинике. Н. Н. Трауготт совершенно правильно отметила, что она не берется за разрешение вопроса о шизофрении в целом или о речевых расстройствах у шизофреников в целом. Она взяла только определенный симптомокомплекс речевой бессвязности. Этот симптомокомплекс ею проанализирован, как мне кажется, очень умело и хорошо. К сожалению, из-за отсутствия времени Н. Н. Трауготт не могла противопоставить тому симптомокомплексу, который она наблюдала, другие речевые расстройства шизофреников или, еще больше, речевые расстройства душевнобольных сравнить с речевыми расстройствами нервных больных с органическим синдромом.

Сейчас, может быть, мне будет разрешено в двух словах коснуться этой стороны. Действительно, возьмем за основу те элементарные физиологические закономерности, которые вскрыты И. П. Павловым и его школой, и попытаемся применить их как критерий к целому ряду различных явлений.

А. Н. Промптов прилагает эти закономерности к явлениям очень сложного поведения птиц при выполнении ими определенных инстинктивных, или как угодно назовите их, жизненных процессов, в частности гнездостроения, мы стремимся уловить, какие же закономерности действуют, когда сталкиваются инстинктивные, врожденные формы поведения с теми необходимыми изменениями, которые возникают в индивидуальной жизни каждого животного, создают известный индивидуальный облик данной особи и, в конце концов, приводят к той или иной результирующей картине.

Те же закономерности мы прилагаем к душевнобольному, у которого произошли какие-то изменения в его нормальной деятельности и он ведет себя не так, как большинство людей. Тут мы улавливаем целый ряд явлений, которые свойственны и нормальному человеку. Ничего с неба не сваливается, и, конечно, нет такого существа, которое бы сидело на небесах и бросало новые симптомы в головы людям для того, чтобы они казались больными. В конце концов мы имеем дело с какими-то отступлениями от нормальной физиологической картины в ту или иную сторону, и нужно только разобраться, в чем заключаются особенности, выделяющие шизофреника, страдающего речевой бессвязностью, от всех остальных душевнобольных и от нормальных людей.

Перед нами все время выступает одно очень важное понятие — понятие частичного сна, частичного торможения и т. п., симптомы расщепления функций, расслоения, диссоциации, — как угодно называйте, все равно речь идет об одном и том же, именно: одни функции пострадали больше, другие меньше, поэтому одни являются заторможенными, другие сохраненными или даже, может быть, иногда выпяченными по сравнению с нормой. Нужно отдавать себе в этом отчет и стараться понять, о чем идет речь в каждом отдельном конкретном случае и в определенных группах случаев.

Действительно, совершенно отчетливо выступает разница между речевыми расстройствами, которые составляют предмет изучения Н. Н. Трауготт, и речью, скажем, классического параноика с бредом. У параноика вы можете наблюдать маниакальное состояние, параноик возбужден, говорит непрерывно: если прислушаться к его речи, то вас потрясет, что он говорит изо дня в день одно и то же с поразительной логической последовательностью. Речь отражает собой какую-то сложившуюся определенную картину, для вас не приемлемую, потому что в ней есть элемент какой-то неправильности. На основе ли своих галлюцинаций или на основе каких-то ошибочных ощущений, идущих из внутренних органов, параноик построил себе определенную бредовую картину и, находясь в состоянии значительного возбуждения, очень быстро и очень страстно излагает вам ее. Но эта картина не носит совсем характера бессвязности, наоборот, она чрезвычайно связная, логичная, все, за исключением первоначальных предпосылок, совершенно правильно, и вы иногда попадаете в такое положение, что чуть-чуть не согласились с ним, пока только случайно прорвавшееся какое-нибудь слово не напомнит вам о том, что в основе лежат ошибочные предпосылки. И мы знаем, что очень часто такие картины создаются у нормальных людей.

Тут речь идет о том, что в нервной системе больного создается какой-то определенный концентрированный очаг возбуждения; хотя имеется очень большое возбуждение, но оно сильное, здесь сильная нервная система, имеется большая уравновешенность процессов возбуждения и торможения, и этот сильно концентрированный в определенной системе, в определенной структуре очаг возбуждения, очаг не точечный, а раскиданный, но системно связанный в своих частях, угнетает все остальное, лишает параноика возможности реагировать на действительные отношения и заставляет все притягивать по принципу доминанты и создает вокруг себя торможение всего остального.

Совершенно иную картину мы видим у тех больных, которых описывала Наталья Николаевна. Больные непрерывно говорят, у них речевой аппарат в страшном возбуждении, но можно ли сказать, что тут есть что-либо системно связанное? Этого нет. Вы системы не увидите. Изо дня в день, слушая больного, вы, может быть, случайно только уловите отдельные слова, которые являются повторением, потому что лексикон каждого человека ограничен каким-то большим или меньшим количеством слов, но все слова в полном беспорядке повторяются. Можно ли сказать, что мы имеем дело с понижением силы нервной системы? Безусловно, нужно сказать, что речь идет тут не о сильной нервной системе, а о слабой или о чрезвычайно ослабленной. В результате этого ослаблены и процессы торможения и возбуждения, но возбуждение в определенных частях преобладает над торможением.

Какие же системы охвачены? Если у параноика вас поражает то, что речь является чрезвычайно связной, логически построенной и вся она представляет собой ультрапарадоксальную картину, где реальная действительность совершенно затушевана орудованием над словесными знаками и, в сущности, все в словесных знаках и выражается, а вместе с тем представляет очень стройное построение, то тут, у шизофреников, я бы сказал, расхождение между первой и второй сигнальными системами дошло до такой степени, что о второй сигнальной системе говорить не приходится. Разве те примеры речевых высказываний, которые привела Н. Н. Трауготт, можно как-нибудь связать со второй сигнальной системой? Вторая сигнальная система полностью выпала, она или чрезвычайно

ослаблена, или заторможена, а работает аппарат второй сигнальной системы, т. е. артикуляционный аппарат, бесконтрольно работает, рефлекторно работает, с реакцией на услышанные слова, но дальше вы имеете повторение одних и тех же слов, повторение слышанных слов, рифмование по сходству последних слогов или, наоборот, по первым слогам: Шекспир — пировать. По внешнему сходству слов идет повторение, и никакого смысла в этих высказываниях вы найти не можете.

Между тем вторая сигнальная система и начинается с того момента, когда те или иные словесные знаки приобретают характер сигналов и вовлекается уже речевой аппарат для того, чтобы устанавливать адекватные взаимоотношения между людьми. Тут этого совершенно нет. Это есть проявление крайнего ослабления всей коры, может быть всей нервной системы, а в частности, аппарата речевой системы, причем первая сигнальная система как более ранняя, более устойчивая и натренированная еще сохраняется, а вторая сигнальная система во всех данных случаях является полностью или почти полностью маскированной, скрытой. Это не значит, что она уничтожена. В том-то и отличие шизофрении от некоторых других душевных заболеваний, от тяжелых органических поражений нервной системы, что эти явления до известной степени обратимы; могут быть ремиссии, и вторая сигнальная система восстановится, займет свое место, подавит первую сигнальную систему, вступит с ней в нормальные взаимоотношения, человек будет нормальным.

Что еще чрезвычайно важно? А. С. Чистович напомнил одно из моих высказываний в клинике, что отсутствие системности в речевых высказываниях этих больных связано с многосистемностью. Это опять-таки элементарная физиологическая закономерность.

Я напомню те расстройства, которые наблюдаются у безмозжечковых животных или у людей и животных с поражением мозжечка, когда мы видим картину глубокого расстройства координаций и характеризуем это расстройство целым рядом обозначений, говорим о дизметрии, об атонии, о дистонии, о гипертонии, об астазии, адиадохокинезе и т. п., — словом, сколько угодно комбинаций греческих слов можно себе представить, и все-таки их не хватит для характеристики многообразия расстройств, комбинации которых обнаруживаются у безмозжечковых животных. Но если присмотреться внимательно, то как одно из важных проявлений бросается в глаза, что у нормального животного какая-то определенная система деятельности в данный момент является господствующей и тормозит, подавляет все остальное, у безмозжечкового животного этого перевеса одной функциональной системы над другой нет. Если нормальное животное совершает локомоторный акт и двигает своими конечностями в определенном альтернирующем порядке, то в это время оно не проделывает каких-нибудь защитных отдергиваний ноги и т. п. Но если блоха укусила собаку во время ее бега, собака приостанавливается, прекращает локомоцию и начинает выкусывать блоху.

У безмозжечкового животного вы можете наблюдать, что во время локомоторного акта происходит какой-нибудь ненужный сгибательный, аддукторный или абдукторный, или еще какой-нибудь эффект. В результате этого локомоторный акт является расстроенным в том смысле, что то задняя, то передняя конечности проделывают ненужное движение во время самого локомоторного акта. Животное, идущее на четырех ногах, вдруг оказывается то на двух задних, то на двух передних, вследствие поднятия передних или задних конечностей, перекидывается с одного бока на другой. Все эти расстройства происходят вследствие того, что

каждый момент сложного локомоторного акта сопровождается раздражением кинестетического прибора и вызывает на себя ответные реакции того или другого порядка; вмешиваются и другие побочные раздражители, каждый из которых тоже ведет к ответной реакции, в то время как у нормального животного эти реакции подавлены. Вот эта спутанность, перемешанность функциональных систем дает тот хаос, который представляет собой расстройство координации безмозжечкового животного.

Когда вы прислушиваетесь к разговору душевнобольных, характеризующихся речевой бессвязностью, то вы видите здесь примерно такую же картину, только, конечно, на другом уровне и в другом проявлении. В ответ на ваш вопрос человек начинает вам отвечать, но первое же сказанное вами слово у него вызывает или повторение слова, или рифмование его, или привычные связи слов, неадекватные данному вопросу, и т. п., и все сбивается на другие пути. Получается одновременное столкновение нескольких систем, участвующих в сложном построении речевого акта. В онтогенезе мы же прослеживаем эти фазы: эхолалическую, рифмовальную, пересеверационную и всякие другие, последовательно друг друга сменявшие и приведшие к возникновению второй сигнальной системы, когда речевые знаки приобрели определенное смысловое содержание, и с того времени смысловая речь подавляет все те примитивные элементы речевого акта, которые имели место раньше, когда речь формировалась. На данном этапе расщепления мы ловим больных и констатируем такую картину, что в силу ослабления второй сигнальной системы, значительно большего ослабления, чем первой сигнальной системы, эти примитивные речевые компоненты выявляются, выступают на сцену и сталкиваются друг с другом самым беспорядочным, самым бесконтрольным образом. И в результате не только на протяжении нескольких соседних дней, но на протяжении нескольких минут собеседования с таким больным вы не можете уловить никакой связности, все перемешано одно с другим и все возрасты и все системы оказываются перепутанными.

Вот как мне лично представляется механизм этой бессвязности, и он всецело укладывается в предпосылки, данные Иваном Петровичем, а также и в представления, вытекающие из учения Н. Е. Введенского. Я лично позволяю себе привлечь учение Введенского вот по какому поводу. Иван Петрович установил понятие предела работоспособности нервных клеток. В первые годы после смерти Ивана Петровича у нас все время фигурировали слова «запредельное торможение», «предел работоспособности», «предел работоспособности клеток», но потом понемножку как-то забыли об этих понятиях, и в последние годы их очень редко приходится слышать, а их нужно непременно воскресить.

Важно оно вот почему. Если мы имеем дело с корой и вообще с нервной системой, ослабленной теми или иными факторами — будь то кататония, будь то недостаточное снабжение мозга, расстройство углеводного или белкового обмена, но нервная система работает ненормально, — предел работоспособности снижен, что и принимал Иван Петрович для большинства форм шизофрении. Это понижение работоспособности может выразиться в различных формах, но основное все-таки заключается в том, что имеет место уменьшение предела функциональных свойств нервной системы.

Следовательно, те обычные раздражения, которые хорошо переносятся нормальным мозгом, оказываются сверхсильными для данных нервных элементов или для некоторых из них, и мы видим по одному признаку, что элементы второй сигнальной системы, элементы, составляющие мате-

риальную основу ее, раньше достигли предела работоспособности, чем элементы первой сигнальной системы. Поэтому все те раздражения, которые в норме действуют и приводят к началу речевого акта, оказываются уже сверхсильными для одних элементов и недостаточно сильными для других. Но и эти элементы ослаблены.

Дальше мы можем представить такую картину: в перевозбужденной и вместе с тем ослабленной нервной системе начавшийся речевой акт неудержимо течет, потому что заторможены высшие отделы, удерживающие его в определенных рамках; возникшее возбуждение определенных частей речевой системы сразу же вызывает в них парабиотическое состояние вследствие того, что оно для них оказывается сверхсильным и в результате возбуждение не может течь по тем путям, которые в онтогенезе сложились как нормальные пути осмысленного речевого акта. Это ведет к тому, что, с одной стороны, индукционно захватываются ближайшие нервные пути и дают положительную индукцию, с другой стороны, иррадиационный процесс не встречает уже в них торможения и начинает течь по различным руслам.

Я позволил себе как-то в клинике такое сравнение: когда вода выходит из русла и разливается по поверхности какой-нибудь площади, она течет уже беспорядочно, в зависимости от разницы уровней поверхности, по тем или иным путям, пока в конце концов не зальет все. Так и тут, возбуждение течет не по тем нормальным путям, которые соответствуют правильно сложившемуся речевому акту, а начинает растекаться по случайным дорожкам, и в результате получается та хаотическая и вместе с тем непрерывная речь, которую наблюдает Н. Н. Трауготт.

Все это я говорю не потому, что считаю предложенные объяснения конечным этапом работы; я только хочу подчеркнуть, что те основные законы, которые сложились, с одной стороны, в учении Ивана Петровича, с другой стороны, в нашей же русской школе Н. Е. Введенского, дают нам достаточные основания для составления хотя бы первоначальной схемы трактовки изучаемых нами патологических расстройств и в дальнейшем необходимо еще проверять, уточнять и дифференцировать явления.

Тут необходимо вспомнить то, что говорили в прошлый раз по поводу гипноза. Могут иметь место расслоения как при действии пониженного парциального давления кислорода, наркотических агентов, гипноза, так и при патологическом поражении и ослаблении центральной нервной системы. Могут выступить грубые, большие расслоения — или угнетение только одной коры, или угнетение всей коры и подкорковой области, дифференциальное и парциальное угнетение отдельных систем — систем, либо филогенетически, либо онтогенетически сложившихся, и случайное доминирование одних над другими или беспорядочное сталкивание их друг с другом. Все это имеет место в определенной стадии шизофренической болезни.

Правильно Б. Н. Бирман обратил внимание на то, что имеет место расщепление не только между корковыми и подкорковыми функциями. Очень важно еще обратить внимание на расщепление между вегетативными и соматическими функциями, на расщепление парасимпатического и симпатического отделов.

В связи с тем, что говорилось здесь, хотел бы напомнить мой прошлогодний доклад о Международном конгрессе. Швейцарский физиолог Гесс в прошлом году на Международном конгрессе говорил о роли диэнцефа-

лона, межуточного мозга, и подчеркнул его значение как высшего координационного центра, который устанавливает определенное врожденное системное проявление деятельности животного организма. Вводя электроды с очень маленьким межполюсным расстоянием в различные участки диэнцефалической области — таламус и гипоталамус, он производил раздражение отдельных участков диэнцефалона и наблюдал вслед за этим эффект; затем через те же электроды пропускал сильный ток для коагуляции мозгового вещества с целью патологоанатомического установления участков раздражения. И ему удалось показать, что диэнцефалон — этот сравнительно маленький по своему пространственному значению орган центральной нервной системы — представляет очень сложную картину в функциональном отношении. При раздражении отдельных участков диэнцефалона удается получить различные сложные координационные локомоторные акты — вставания из лежачего положения на ноги, укладывания из стоячего положения в лежачее, усаживания на задние ноги с вытянутыми передними, повороты головы в правую и левую сторону и т. п. Все они касаются соматической нервной системы. Раздражение определенных участков вызывает дефекационный акт. Сидит нормальная кошка, как ни в чем не бывало; производите раздражение некоторого отдела межуточного мозга — кошка начинает производить ряд движений, характерных для дефекации: приседает на задних лапах, поднимает хвост, и начинается дефекационный акт. Раздражением двух раздельных пунктов удалось разделить соматический и вегетативный компоненты. В одном случае были получены все соматические движения и посадка, характерная для дефекационного акта, но без результирующей дефекации, в другом случае — картина быстрого перистальтического движения пищеварительного канала с дефекацией, с выбрасыванием экскрементов, без того, чтобы животное предварительно встало из лежачего положения. Лежит животное на боку, и у него осуществляется дефекационный акт без характерной типической посадки.

Это чрезвычайно интересные для нас явления, они показывают, что даже внутри такой маленькой анатомической области имеется очень сложная дифференциация функций, и можно представить себе, что элементы, входящие в состав того же диэнцефалона, могут быть функционально поражены и может наступить диссоциация вегетативных и соматических функций, как это имело место в эксперименте.

Тем легче мы можем это представить в отношении коры мозга, которая является очень сложным образованием. Я хотел еще обратить внимание на то, что бросилось мне в глаза отчасти на данной сессии, отчасти на защитах диссертаций, имевших место в последние дни в Физиологическом институте и у нас, — постоянное смешение двух понятий: кортикальный — корковый и условный, или индивидуальный. Мне кажется, нужно считаться с тем, что, во всяком случае у человека, а может быть в значительной степени и у животных, кора мозга, конечно, является органом замыкательной функции, органом образования временных связей, но не все, что происходит в ней, представляет индивидуальные временные связи. В коре мозга, которая развивалась скачками, образовывались, конечно, определенные врожденные деятельности, которые анатомически являются кортикальными, а физиологически — врожденными. Если мы не будем различать функционального понятия временной связи и условнорефлекторной деятельности от анатомических понятий — кортикальный или субкортикальный, мы всегда будем впадать в ошибки. Отсюда можно себе представить, что в коре мозга произойдет расслоение

индивидуально приобретенных и наследственно фиксированных, но кортикальных признаков.

Это чрезвычайно важно для трактовки тех явлений, которые имеют место как при функциональных, так и, в особенности, при органических поражениях нервной системы.

Я считаю себя обязанным принести благодарность товарищам, выступавшим с докладами, и не в меньшей степени тем товарищам, которые своими вопросами, замечаниями и критическими высказываниями помогли нам разобраться в материале, собранном за последние годы и подлежащем дальнейшей разработке.

Я еще раз подчеркиваю, что те или иные замечания и возражения, которые делаются, нужно принимать как один из важнейших путей для уточнения, выяснения и совершенствования нашей работы.

Я позволю себе напомнить нашу борьбу с И. С. Беритовым. Вы помните, как на протяжении свыше 10 лет Иван Соломонович оспаривал наши данные об адаптационно-трофической иннервации симпатической нервной системы, — мы очень горячо отвечали, но, кроме благодарности, к Ивану Соломоновичу я ничего не питаю; чем больше он нам возражал, тем с большим азартом мы набрасывались на исследования, и возможно, что многие компоненты нашей работы не были бы совсем выполнены при отсутствии толчков со стороны внешней критики.

Тем больше нужно оценивать значение внутренней критики, бесспорно являющейся только доброжелательной и направленной на улучшение нашего дела.

Теперь разрешите сказать несколько слов по поводу той критики учения И. П. Павлова, о которой сегодня здесь уже говорил проф. В. В. Строганов. Нас, учеников и последователей Ивана Петровича, обвиняют с двух совершенно противоположных позиций. Одни критики говорят по моему адресу, что я стараюсь перенести на новые высшие проявления мозговой деятельности те закономерности, которые установлены на спинном мозгу и даже на нервно-мышечном приборе. Да, я совершенно сознательно это делаю и думаю, что ни одно учение, кроме учения Н. Е. Введенского о парабиозе и периэлектротоне, не может дать так много для понимания интимного механизма расстройств, имеющих место в центральной нервной системе и выявляемых в тех формах, которые констатировал Иван Петрович и мы вслед за ним.

Если мы имеем дело с нервной системой, то основные закономерности нервного процесса, во всяком случае динамика нервного процесса, должны являться и являются общими как для тех элементов нервной системы, деятельность которых сопровождается субъективными ощущениями, так и для тех, деятельность которых не сопровождается субъективными ощущениями.

Когда мы говорим, что процессы, сопровождаемые субъективными проявлениями, сталкиваются с процессами, не сопровождающимися субъективными проявлениями, то мы не знаем, идет ли речь о различных элементах или о том, что в каком-то элементе процесс достиг определенного уровня, такой степени его, которая в конце концов приводит к вызову субъективных ощущений. Таким образом, вовсе не обязательно допускать отдельную психонервную субстанцию, но если даже она есть, то она все-таки нервная по существу, под микроскопом может быть определена и, следовательно, динамические закономерности, которыми занимался Иван Петрович, остаются в силе, одними и теми же.

Далее, когда мы говорим о специфичности, то кто же утверждал, что специфичность возникает на определенных уровнях? Имеются ли у нас основания считать, что процессы, протекающие в волокнах зрительного и слухового нервов, суть абсолютно одинаковые процессы, а специфичность имеет место только в коре мозга. Да, динамика у них одинаковая, однако мы знаем, что скорость распространения и цикл возбуждения, оптимум и пессимум силы и частоты раздражения в различных волокнах разные. Даже в одном и том же нервном стволе мы находим волокна с различной временной характеристикой, и у нас нет оснований отказывать им в присущем для них обмене веществ. Специфичность возникает и существует начиная уже с рецепторов и афферентных волокон, и при общности известных закономерностей все-таки имеют место определенные качественные отличия между функциональными проявлениями отдельных нервов, отдельных нервных волокон, и вся нервная система от начала до конца является до известной степени специфической. Отсюда вытекает и учение И. П. Павлова об анализаторах.

Другое возражение делают из заграничных источников — будто не считаемся с законами общей физиологии, и учение Павлова построено якобы на принятии каких-то законов, отсутствующих в нормальной физиологии нервной системы, — и с точки зрения применения терминологии, которая-де совершенно непонятна всему нейрофизиологическому миру.

Тоже совершенно ошибочное утверждение, потому что ничего, кроме процесса возбуждения, торможения, иррадиации, концентрации, индукции положительного или отрицательного знака, в учении Павлова не берется. Все это понятия, которые давным давно в физиологии нервной системы существуют. Мы должны радоваться именно тому, что в школе Ивана Петровича удается объединить всю физиологию нервной системы, от простейших ее представителей до высших элементов наиболее высокого организованного человеческого мозга, и установить в них, с одной стороны, определенные динамические единые законы, с другой стороны, улавливать те качественные и количественные отличия, уже теперь ясно выступающие, и удается частично констатировать тем же простейшим методом — изучением слюнных условных рефлексов у собаки.

Но когда мы к этому прибавим изучение обмена веществ у здорового человека в его мозговой ткани, изучение гистологической картины мозга с применением новейших методов исследования, то нам удастся, вероятно очень скоро, установить и те качественные отличия, детальные и тонкие, которые характеризуют различные нервные элементы, и связать с особенностями их физиологических проявлений.

Итак, разрешите еще раз поблагодарить всех участников сессии и выразить уверенность, что вся школа Павлова, где бы ее представители ни работали, сделала многое, чтобы павловское учение не заглохло, чтобы оно развивалось еще шире и глубже и чтобы мы, таким образом, раньше, чем кто-либо другой, овладели тайнами человеческого мозга.



ДИАЛЕКТИЧЕСКИЙ МЕТОД В ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ[1]

В истории развития каждой науки чрезвычайно важно время от времени окидывать взором весь пройденный путь и проверять, в какой мере методы работы соответствуют тем требованиям, которые предъявляются теорией познания. В то же время теория познания не может быть рассматриваема как нечто неизменное. Она сама развивается в соответствии с развитием науки. Теория познания ценна тем, что она охватывает весь накопившийся материал точных научных данных.

Несколько десятков лет тому назад, в то время, когда под влиянием идей И. М. Сеченова И. П. Павлов приступил к разработке своего учения о высшей нервной деятельности, существовал полный разрыв между теорией познания, официально признававшейся в университетской школе, и теми стремлениями, которые вытекали из взглядов Сеченова и развивались Павловым. Но как раз в те годы у нас в стране Лениным и его соратниками проводились идеи, основанные на взглядах Маркса и Энгельса, представлявшие собой развитие этих взглядов, открывавшие новые пути для построения новой теории познания, такой теории познания, которая не стоит в противоречии с действительными, конкретными находками естествознания и базируется на естествознании, стремясь связать гуманитарные науки с естествознанием.

Труды классиков марксизма-ленинизма открывают нам правильные пути для контроля над нашей научной работой, для самопроверки в процессе нашей исследовательской работы, для оценки того, насколько правильно подходим мы к добыванию фактов, к объяснению фактов, к выводам из полученных фактов и к построению теории. Эти замечательные труды — продукт человеческого мышления, направленного на оценку работы человеческого мышления, — не могут не интересовать всякого, кто занимается изучением человека и его роли в жизни природы и в созидании общественных отношений.

Мы, советские ученые, ученики Ивана Петровича Павлова, продолжающие разработку его учения, если мы хотим создавать подлинную науку, не можем остаться в стороне от этих философских творений и не можем не считать себя обязанными каждый свой шаг и каждый свой вывод оценивать с точки зрения соответствия их той единственно правильной материалистической теории познания, которая сейчас господствует у нас и которая, вероятно, в ближайшем будущем сделается господствующей во всем мире.

---

[1] Доклад на научной сессии Физиологического института им. И. П. Павлова АН СССР и Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова АМН СССР 20 декабря 1949 г. Физиол. журн. СССР, т. 36, в. 1, 1950. Печатается в сокращенном виде.

Мне кажется, мы можем с полной уверенностью сказать, что путь, избранный Сеченовым и Павловым, путь, по которому мы идем сейчас, полностью соответствует тем требованиям, которые ставит диалектический материализм как в смысле построения теории, так и в смысле пользования диалектическим методом.

Диалектический метод не допускает изучения каких бы то ни было явлений, каких бы то ни было процессов в изолированном виде, вне связи их с остальными явлениями, с остальными процессами. И нам приходится считаться с этим положением и с удовлетворением подчеркнуть, что и И. М. Сеченов и И. П. Павлов стремились к тому, чтобы изучать физиологические процессы не в отрыве их от остальных физиологических процессов, а в полном их объединении, в установлении взаимосвязи между процессами, в построении учения об организме как о целостной системе, в которой все части, все органы объединены в единое целое и функционируют как единое целое, в результате чего организм как целое реагирует известным образом на воздействия внешней среды.

Иван Петрович всегда подчеркивал эту сторону дела — взаимодействие частей организма внутри его и взаимодействие организма как целого с внешней средой. И тут выступает то огромное значение, которое приобретает нервная система как аппарат, осуществляющий интегративную функцию в организме, аппарат, приводящий во взаимосвязь отдельные части организма и превращающий этот организм в единое, функционально связанное целое.

Второй важнейшей чертой диалектического метода является изучение каждого процесса в его развитии. Нет в природе ничего застывшего, все находится в движении. Это движение представляет собой поступательное развитие, развитие, совершающееся по определенным законам, по определенным закономерностям, причем эти закономерности в свою очередь обусловлены взаимодействием отдельных сторон природы и, следовательно, ничто в природе не может совершаться иначе, как по определенным законам, основанным на взаимодействии явлений.

Когда мы подходим к оценке нашей современной физиологии нервной системы, то мы с удовлетворением должны подчеркнуть, что Сеченов и Павлов вывели нас на путь эволюционного изучения, исторического изучения функций нервной системы и рассмотрения каждого отдельного процесса, с которым нам сейчас приходится иметь дело, как продукта определенной пройденной истории и как предшественника явлений, которые могут развиться в будущем. И мы, подходя к изучению тех или иных сторон деятельности нервной системы, всегда стараемся понять их на основе явлений, которые им предшествовали, на основе всей истории, пройденной видом, прежде чем сложились те функциональные отношения, которые мы сейчас наблюдаем. Изучая каждый отдельный процесс на основе сопоставления с тем, как этот процесс развивался и возникал на других линиях эволюционного развития, мы обнаруживаем иногда отставание процесса в одних линиях, в то время как в других он уже ушел вперед. У высокоразвитых форм мы обнаруживаем иногда отставание в некоторых процессах по сравнению с другими линиями развития, которые во многих других отношениях могут считаться более отсталыми.

Следовательно, мы обнаруживаем ход явлений, в котором отдельные стороны, отдельные частности развиваются не равномерными темпами, а под влиянием тех или иных событий, тех или иных воздействий внешней среды наблюдается определенное расхождение темпов развития, в результате чего возникают новые функциональные отношения. Это дает нам основание догадываться иногда, как пойдет эволюционный процесс в дальнейшем, изменения каких сторон функциональных взаимоотношений мы можем ожидать в зависимости от того, какими воздействиями эволюционный процесс будет направляться дальше.

Мы с гордостью можем сказать, что благодаря активной, постоянной помощи со стороны партии и правительства, мы имеем возможность поставить изучение физиологии нервной системы на такую почву, которая оказывается недоступной ученым капиталистических стран.

Действительно, можно ли себе представить где-либо в мире возможность объединения под одним научным руководством коллектива, спаянного из нескольких сот человек, для разработки научной проблемы одновременно на базе человеческих клиник, лабораторий физиологических, лабораторий эмбриологических, лабораторий гистологических, лабораторий биохимических, вся деятельность которых была бы направлена к разработке одной, единой проблемы — проблемы развития функций нервной системы. А вот такие именно условия созданы у нас в стране, и мы с вами имеем счастье и честь пользоваться этой обстановкой, созданной для развития науки нашим правительством и коммунистической партией.

Само собой понятно, что это налагает на нас совершенно исключительную ответственность как с точки зрения достаточно быстрых темпов развития науки, так и с точки зрения постоянной проверки, постоянного контроля над самими собой, — не допускаем ли мы каких-нибудь ошибок и правильно ли мы используем те средства, которые нам даются? Вот к этому самокритическому отношению в нашей работе я и призываю вас всех, так же как призываю себя самого.

Я думаю, что мы в основном стоим на правильном пути, потому что мы постарались подойти к оценке функций нервной системы не путем изучения отдельных отрезков центральной нервной системы или периферической нервной системы, не путем изучения какой-либо одной стороны функций нервной системы, а путем охвата физиологии нервной системы в самых различных ее проявлениях, с помощью оценки деятельности нервной системы по показаниям различных афферентных систем, по деятельности различных эффекторных органов на различных этапах развития и путем сопоставления тех явлений развития, которые мы наблюдаем в индивидуальной жизни, в частности в индивидуальной жизни развивающегося плода и в видовой жизни организмов — на основе сопоставления тех особенностей нервной системы, которые обнаруживаются сравнительной физиологией нервной системы.

Такое объединенное изучение, конечно, должно развиваться и развивается у нас по двум этапам: на первом изучаются отдельные частности путем изоляции частей друг от друга и вычленяются отдельные стороны деятельности нервной системы и на втором — более высоком этапе — данные, полученные на отдельных органах, на отдельных частях нервной системы, на отдельных нервных процессах, сопоставляются, сравниваются и увязываются в одну единую систему.

Это и составляет один из приемов диалектического метода. Диалектический метод не был бы диалектическим, если бы он поставил себе задачу

или изучения изолированных процессов и частностей, или изучения всего организма в целом без предварительного анализа роли и значения тех частей, которые составляют организм и которые в историческом процессе прошли какой-то путь, путь взаимодействия с другими частями, притом в различных условиях воздействия внешней среды.

Следовательно, самый путь, избранный нами, путь такого комплексного изучения функций нервной системы, представляет собой один из основных моментов, которые характеризуют правильность применения диалектического метода.

И. П. Павлов, создавая свое учение о высшей нервной деятельности, подчеркивал то обстоятельство, что он в отличие от других представителей рефлекторной теории изучает не врожденные деятельности, а деятельности приобретенные, что он *изучает условные рефлексы, он изучает временные связи, возникающие в индивидуальной жизни каждого организма и лежащие в основе индивидуального приспособления организма к новым условиям существования.* Он подчеркивал, и совершенно справедливо, что это дает ему возможность наблюдать рефлекторную деятельность в процессе ее становления, понять ее лучше, чем понимают и чем могут понимать те, кто изучает рефлекторные акты, уже сложившиеся в историческом процессе и являющиеся чем-то стабилизированным, каким-то конечным для данного времени результатом предшествующей истории.

Вся история возникновения рефлекса, вся история взаимодействия его с ранее существовавшими рефлексами и с теми рефлексами, которые будут еще присоединены в будущем, раскрывает нам картину тех явлений, той стороны развития, которая характеризует нервную систему и ее роль в создании взаимоотношений организма с внешней средой. И мы поступаем, как мне кажется, правильно, когда *сравниваем этот путь формирования рефлекторных актов в индивидуальной жизни организма в форме вновь возникающих приобретенных условных рефлексов с тем историческим путем, который был пройден нервной системой на протяжении миллионов лет,* пока сформировалась нервная система в том виде, в каком мы ее сейчас имеем.

Сравнение условнорефлекторной деятельности, закономерностей возникновения условных рефлексов, их дальнейшего формирования, их дальнейшего течения, маскировки, восстановления и т. д. с тем, что вскрывает нам сравнительная физиология, и с тем, что вскрывает эмбриональная физиология нервной системы, представляет собой единственно правильный путь для изучения процессов в нервной системе как процессов развития, как процессов, проделывающих известный путь совершенствования и прогресса.

Третья черта, характеризующая диалектический метод, — это то, что всякий процесс развития представляет собой не только количественный рост, но и определенные качественные изменения в связи с количественным ростом. Это одно из важнейших положений марксистской философии.

И действительно, нам приходится видеть, что в процессе развития, когда мы изучаем ход формирования рефлекторной деятельности в онтогенезе, когда мы изучаем ход образования условных рефлексов у взрослого организма по принципу временных связей, мы на каждом шагу натыкаемся на то обстоятельство, что по мере присоединения новых и новых рефлексов, вступления в строй новых и новых групп нервных элементов, т. е. по мере количественного роста нервной системы, вступают в дело новые качественные взаимоотношения, и каждая новая афферентная система приносит нечто такое, что ведет к изменению, к перестройке предшествующей картины рефлекторной деятельности. И на каждом шагу нам приходится иметь дело с этим количественным ростом, который ведет к возникновению новых качественных отношений.

Но что особенно ярко бросается в глаза при изучении нервных процессов в самых разнообразных образованиях нервной системы, — как в нервных волокнах, так и в рефлекторных дугах и, в конце концов, в целой нервной системе, — это качественный переход процесса возбуждения в тормозной процесс, переход в противоположное состояние. Независимо от того, как мы рассматриваем сущность процесса возбуждения и сущность процесса торможения, внешне наблюдаемая нами картина, констатируемая нами картина представляет бесспорно этот переход явлений возбуждения в явления торможения и явлений торможения в явления возбуждения, т. е. постоянный переход в противоположное состояние, качественно иное, под влиянием количественного момента — усиления процесса.

Я этим не хочу сказать, что теория парабиоза, развитая Н. Е. Введенским, представляет собой истинное и бесспорное подтверждение положения о переходе количества в качество, я не хочу сказать, что этот процесс перехода возбуждения в торможение охватывает собой все формы торможения в нервной системе, что он представляет собой единственную закономерность, с которой мы имеем дело, но эта закономерность несомненно имеет место, она несомненно играет огромную роль в создании тех конечных картин, с которыми нам приходится иметь дело, играет исключительную роль в процессе перестройки координационных отношений и не может нами не учитываться.

Четвертой чертой диалектического метода является признание того, что все эти явления, представляющие развитие, связанное с переходом количественного роста в качественные изменения, основаны на борьбе противоречивых тенденций, на борьбе известных противоречий. И вот это слово «борьба», взятое в кавычки, борьба противоречий, борьба противоречивых тенденций — представляет собой то, что особенно ярко выступает в учении Ивана Петровича о высшей нервной деятельности и с чем нам все время приходится считаться. И мы с радостью можем сказать, что действительно мы не упустили этого момента и что мы все время в процессе формирования высшей нервной деятельности подчеркиваем эту борьбу противоречивых тенденций.

Действительно, если начать с основных положений сеченовского учения, то мы стоим перед фактом обнаружения в нервной системе процессов торможения, о которых до Сеченова не говорили или если и говорили, то только намеками, а Сеченов впервые, в совершенно отчетливой форме установил явления торможения и показал, что нельзя понять

деятельность нервной системы, нельзя понять поведение человека, нельзя понять поведение животных, если не признать одновременного протекания в нервной системе двух противоположных процессов, именно возбуждения и торможения.

Но этого мало. Дальше мы видим, что весь анализ деятельности нервной системы как в явлениях врожденных деятельностей, так и в явлениях приобретенных деятельностей все время основан на том, что в результате борьбы двух противоположных процессов — возбуждения и торможения — складываются все новые и новые, бесконечно разнообразные формы поведенческих актов и деятельностей животного организма, в частности человеческого.

Если мы обратимся к учению И. П. Павлова, то мы найдем тут постоянное подчеркивание роли противоположных тенденций, вечно борющихся, побеждающих друг друга, причем в одних случаях побеждает один процесс, в других — другой.

Возьмите такие взаимоотношения, как взаимоотношения между процессом иррадиации возбуждения и торможения и процессом индукции. Каждый возбужденный очаг взаимодействует с другими отделами нервной системы, влияет на них двумя путями: с одной стороны, он рассеивает свое возбуждение, возбуждение из него растекается по всей нервной системе. Этот процесс иррадиации имеет неограниченные размеры; как мы сейчас убедились на основании многих фактов, каждый процесс возбуждения, где бы он ни возник в нервной системе, охватывает всю нервную систему. Но наряду с этим возникает другой способ влияния, влияния индукционного, которое ведет к тому, что возбужденный очаг оказывает тормозящее влияние на окружающие части нервной системы. Из борьбы иррадиирующего возбуждения и индукционного торможения слагается конечный результат. Побеждает иногда иррадиация, иногда индукция. Иногда они уравновешивают друг друга, и тогда внешне ничего не заметно. Иногда доминирует иррадиация, мы ее констатируем, индукционный процесс слишком слаб, чтобы мы могли его уловить. В других случаях индукционный процесс настолько силен, что он побеждает иррадиацию, мы обнаруживаем индукционные отношения. Но всегда и во всех случаях имеет место эта борьба двух противоположных способов воздействия одних очагов нервной системы на другие.

То же самое, с обратным знаком, приходится сказать о процессе торможения. Торможение иррадиирует, торможение может охватить всю нервную систему, может быть ограниченным. Иррадиации торможения противодействует индукционное возбуждение, возбуждение, вызываемое влиянием заторможенных очагов на остальные области мозга.

Как мы теперь хорошо знаем, эти изменения представляют собой общее свойство всей нервной системы. Они обнаружены замечательными исследованиями Н. Е. Введенского на нервно-мышечном приборе, их обнаружили в органах чувств, в рефлекторных дугах; Павлов обнаружил их в особенности отчетливо и ясно при изучении высшей нервной деятельности, когда на наших глазах формируются новые функциональные связи, устанавливаются новые функциональные отношения, которые мы наблюдаем в самом процессе их возникновения и развития.

Возьмите дальнейшие формы борьбы противоположных тенденций. Иван Петрович подчеркивал при изучении высшей нервной деятель-

ности на животных значение двух противоположных процессов — аналитической и синтетической деятельности нервной системы. Действительно, даже при простом образовании условного рефлекса, когда мы берем какой-нибудь изолированный (кажущийся нам изолированным) раздражитель и сочетаем его с той или иной деятельностью, пищевой или оборонительной, мы уже тут наблюдаем естественно протекающие явления анализа и синтеза, потому что в процессе формирования рефлекса естественно протекают две основные фазы: фаза генерализации рефлекса и фаза ограничения — сначала концентрирование, потом дифференцирование (при подчеркивании разницы между раздражителями). И эта постоянная тенденция — выделять из данного раздражителя, из отдельных его сторон, общее на основании сходных черт и различное на основе частных отличий — все время обнаруживается нервной системой собаки в условиях самого примитивного образования простого условного рефлекса.

Но дальше мы знаем, что если мы применяем комбинированные раздражители, применяем сочетание раздражителей, совпадающих во времени или следующих друг за другом в виде последовательных цепей, все время идет эта борьба двух тенденций — вылавливания общих черт и увязывания всех сходных раздражителей, с одной стороны, и с другой стороны, вылавливания частных отличительных черт и дифференцирования раздражителей.

В результате этого условные рефлексы, образовываемые нами искусственно, постоянно показывают возможность то более генерализованной деятельности животного, то более уточненной, ограниченной. В дальнейшем эти процессы анализа и синтеза, конечно, сами тоже не представляют собой застывших фаз, они тоже подвергаются известному усложнению, они тоже развиваются, совершенствуются и приводят к новым качественным формам.

И действительно, явления, которыми начал заниматься Иван Петрович, которые Иван Петрович в значительной степени развил и которые мы сейчас продолжаем развивать, приводят нас к установлению очень сложных форм анализа и синтеза даже в нервной системе собаки. Но когда мы переходим от собаки к человеку, то мы уже находим здесь такие сложные взаимоотношения, такие формы аналитической и синтетической деятельности, которые только на основе систематического изучения процессов высшей нервной деятельности мы имеем возможность сравнивать с элементарными формами анализа, обнаруживающимися в условных рефлексах у собаки.

И тут мы опять видим, что количественный рост, количественное нарастание аналитической и синтетической деятельности приводит не только к количественному умножению отношений, но и к выявлению новых форм, новых случаев и новых способов аналитической и синтетической деятельности.

Иван Петрович подчеркнул еще одну особенность. Эта особенность заключается в том, что из общей суммы воздействий, которым в каждую данную секунду подвергается животный организм, он имеет возможность выделять отдельные явления как имеющие особенное значение. Так, при образовании условных рефлексов из всей суммы раздражителей, которые действуют на животный организм, выделяется какой-нибудь один, значение которого мы искусственно подчеркиваем путем сочетания его с той или иной деятельностью — путем подкрепления пищей или подкрепления болевым или каким-нибудь другим раздражителем. И все время обнару-

живается борьба двух тенденций — тенденции выделять этот раздражитель, реагировать на этот раздражитель, подавляя значение обстановки, и тенденции реагировать на всю совокупность явлений, составляющих обстановку, сглаживая значение отдельного раздражителя.

Из этой постоянной борьбы в конце концов складывается окончательная форма реагирования животного, в свою очередь изменяющаяся в том или ином направлении.

Всем понятно, что в нашей жизни, в сложной жизни человеческого организма, стоящего в зависимости как от природной, так и от социальной среды, нам постоянно приходится наблюдать в себе эту борьбу двух тенденций, реагировать на всю совокупность явлений, во всяком случае на значительный круг явлений, или на какие-нибудь отдельные частные раздражения, причем одни и те же частные раздражения могут приобретать различное значение в зависимости от всей совокупности условий, которые характеризуют среду в данный момент.

Еще одна форма борьбы противоположных тенденций, подчеркнутая И. П. Павловым, играет огромную роль в нашей жизни: это, с одной стороны, тенденция образования определенного жизненного стереотипа, а с другой стороны, стремление к новизне, к возможности перестройки своей деятельности, к созданию новых форм реагирования на те же раздражители; и мы знаем, что борьба этих двух тенденций, отчетливо выступающая при изучении условнорефлекторной деятельности собаки, подчеркивается с чрезвычайной четкостью в том, что мы, применяя определенный стереотип раздражителей и выработав определенную реакцию животного на определенную последовательность раздражителей, постоянно улавливаем у одних животных стремление осуществлять свои реакции в зависимости от того, какое место занимают раздражители в стереотипе, каков интервал между раздражителями, какое место занимает отрицательный раздражитель по сравнению с положительными; у других же животных или при других условиях работы мы констатируем способность точно учитывать значение данного качественно особенного раздражителя, независимо от того, какое положение он занимает в стереотипе, какую очередь он занимает в общей системе раздражителей.

Эта борьба двух тенденций — к реагированию на стереотип и к реагированию по частным особенностям — тоже представляет собой характерный случай борьбы противоположных тенденций.

В жизни человека это приобретает особое значение. Каждый из нас стремится для определенных сторон нашей жизни создать себе жизненный стереотип. Но есть люди, для которых этот жизненный стереотип является только средством, облегчающим им возможность свободного отношения к новым явлениям, а есть люди, для которых это превращается в какую-то давящую силу, которая висит все время над организмом, которая довлеет над ним, которая не позволяет ему выйти из рамок этого стереотипа и принять что-нибудь новое. Тут уже мы сталкиваемся с новым явлением, с явлением особенностей нервной системы, особенностей типа и склада нервной системы.

Из этих двух тенденций — из тенденции следовать какому-то определенному жизненному стереотипу и тенденции бороться с этим стереотипом и создавать новые и новые формы отношений — доминирует одно или другое, и мы знаем людей, которые, создав себе какой-то стереотип, не в состоянии из него выбиться, и знаем людей, которые не могут создать себе никакого стереотипа и в результате этого являются жертвой всех толчков и влияний, которые вновь и вновь на них сыплются, и, наконец,

людей, которые в определенных отношениях подчиняют себя известному стереотипу, а с другой стороны, остаются свободными для того, чтобы в нужных условиях, в нужный момент этот стереотип подавить и проявить новые, более адекватные для данных условий отношения. Значение этого жизненного стереотипа Иван Петрович всегда подчеркивал. И нам он действительно помогает. Если бы мы каждый раз, одеваясь, выполняя свои элементарные физиологические функции, обдумывали бы каждый шаг,—как взять мыло, как его положить, в левую ли руку сначала, или в правую, — к чему бы это привело? А ведь мы знаем, что попадаются больные, которые из каждого такого процесса создают определенный ритуал: он не может левой рукой взять мыло, а должен взять правой рукой и положить в левую или наоборот, он не может вычистить зубы раньше, чем помоет лицо, или наоборот. Все это — явления, которые мы стараемся в нашей обыденной жизни превратить в известный простой стереотип для того только, чтобы не забыть о каком-нибудь этапе, о каком-нибудь моменте. Особенно надо подчеркнуть значение этого стереотипа для выполнения некоторых трудовых процессов.

Действительно, если человек, приступающий к работе с машиной, с каким-нибудь сложным прибором, не осмотрит сначала, в порядке ли прибор, если он начнет его дергать во все стороны, а не последовательно включать его в действие, то он может не только не достигнуть результатов, но может испортить машину, и тут требуется выполнение определенного стереотипа, определенных последовательных включений тех или иных действий в работу для того, чтобы работа правильно текла.

Но, с другой стороны, человек должен быть настолько свободен от стереотипа, чтобы в случае какого-нибудь определенного нарушения, какого-нибудь внезапного внешнего воздействия найти способ выключиться из стереотипа и проделать новый шаг, который спасет его, спасет его машину, его аппарат.

Нормальная деятельность человека и характеризуется тем, что эти два процесса, эти две противоположные тенденции в нем все время борются и поочередно побеждают друг друга или уступают друг другу дорогу, в зависимости от того, какова ситуация, какова обстановка, каковы внешние явления.

Окончательное подавление одной тенденции другой было бы для организма невыгодным. Те случаи, когда стереотип целиком подавляет человеческую деятельность и мешает человеку создавать новые формы, так же как те случаи, когда у него никакого стереотипа ни в каких отношениях не складывается, а он весь представляет собой флюгер, который реагирует только на толчки из внешней среды, мы рассматриваем (и то, и другое) как явления патологические, как явления, уклоняющиеся от нормы.

Особенное значение эта борьба противоположных тенденций приобретает тогда, когда мы переходим к оценке наивысших проявлений высшей нервной деятельности, именно при переходе на вторую сигнальную систему.

Как нужно рассматривать вторую сигнальную систему с точки зрения диалектического метода? Конечно, с одной стороны, это есть одно из самых блестящих подтверждений правильности диалектического хода явлений, а с другой стороны, оно подчеркивает, в какой мере Иван Петрович мыслил диалектически, когда он строил свое учение о высшей нервной деятельности. Независимо от того, сознательно ли И. П. Павлов применял диалектический метод как определенный способ руководства рабо-

той или естественно сложилась у него определенная манера работы, метод его работы здесь был бесспорно диалектическим, и связано это с тем, что явления в нервной системе (как в нервной системе изучающего, так и в нервных системах изучаемых) диалектичны сами по себе.

Действительно, мы видим, что в историческом процессе развития человечества сложилась совершенно новая форма сигнальных отношений. Если вся условнорефлекторная деятельность рассматривалась Иваном Петровичем как сигнальная деятельность, то грань между человеком и животным миром Иван Петрович повел именно по линии возникновения второй сигнальной системы.

Мы хорошо знаем, что вторая сигнальная система не свалилась с неба, она выросла из первой сигнальной системы; как условные рефлексы надстроились над безусловными рефлексами, так вторая сигнальная система надстроилась над первой системой, она связана с количественным ростом нервной системы, с количественном развитием мозгового плаща, с количественным усилением некоторых афферентных систем, некоторых отделов мозга, но она вместе с тем представляет большое качественное изменение, которое недоступно животным и которое является характерной чертой человека. Тут мы видим опять-таки одно из проявлений диалектического хода явлений и диалектического способа оценки этих явлений, когда мы выводим вторую сигнальную систему из данных первой сигнальной системы.

Тут перед нами встает вопрос: имеем ли мы право при изучении второй сигнальной системы пользоваться теми закономерностями, теми законами высшей нервной деятельности, которые Иван Петрович вывел из условных рефлексов у собаки. Тут возникает разногласие во взглядах, основанное на том, что вторая сигнальная система, так же как возникновение субъективного мира у человека, субъективного отражения внешних явлений, связана с качественно новой формой нервной ткани; есть лица, которые считают, что для последней якобы необязательны те законы, которые обязательны для более простых элементов нервной системы.

Этот взгляд, которого мы никоим образом не можем придерживаться и который является в корне ошибочным, как мне кажется, в корне противоречит и диалектическому методу. Если бы мы встали на ту точку зрения, что в связи с возникновением каких-то новых качественных форм, каких-то качественных особенностей нервной системы полностью отпадают те основные закономерности, которые характеризуют нервную систему в целом, то мы допустили бы жесточайшую ошибку и пришли бы таким образом к идеализму, потому что все наивысшие проявления высшей нервной деятельности тогда оказались бы оторванными от ее основы, от общих закономерностей деятельности нервной системы.

Этот момент я считаю чрезвычайно важным, и тут, оценивая критические замечания некоторых противников павловского учения, я должен подчеркнуть одну очень важную сторону, которая, может быть, не всегда и не всеми учитывается.

Одно из частых возражений, которые приходится слышать по адресу павловского учения, заключается в том, что Ивана Петровича упрекают в механическом переносе данных физиологии нервной системы собаки на человека, что, конечно, совершенно неверно. Неверно было бы механически переносить, но неверно и то, будто бы Иван Петрович что-либо переносил механически. Никогда он ничего механически не переносил, он только учитывал те элементарные законо-

мерности, те важнейшие законы деятельности нервной системы, которые неизбежно должны лежать и лежат в основе всякого трудового процесса и тех высших проявлений, которые характерны для человека. Если бы эти высшие проявления были свободны от основных закономерностей деятельности нервной системы, то тогда это свидетельствовало бы о том, что высшие проявления, психическая деятельность не являются функцией нервной системы. Что же это за нервная система, которая не подчиняется законам нервной системы? Этого быть не может.

Между тем возражатели против павловского учения (я даже не могу назвать их критиками — это возражатели) очень часто говорят: неправильно Павлов и его сотрудники подходят к оценке душевнобольных, они переносят на них закономерности, установленные на собаках, а между тем человек живет в социальной среде, на него действует социальный фактор. Как будто Иван Петрович не учитывал социального фактора! А между тем те, кто близко стоял к Ивану Петровичу, хорошо знают, что, разбирая больного, изучая его душевное состояние, изучая причины возникновения того или иного патологического процесса, Иван Петрович больше всего подчеркивал значение именно социального фактора, именно тех взаимоотношений, в которых находится человек с другими людьми, с данной социальной средой, учитывал его классовое положение, учитывал его служебное положение, его семейное положение, его взаимоотношения с друзьями и врагами и т. д.

Разве это не есть учет социального фактора? И в чем тогда заключается социальный фактор? А в устах этих возражателей я улавливаю совершенно определенную тенденцию. Это — фидеисты, это — анимисты, это — люди, которые считают психику за нечто оторванное от нервной системы, за нечто обособленное, но которые прежнюю «душу» заменили словами «социальный фактор» и думают, что этим можно обмануть кого-нибудь. Это — люди, которые подтасовывают диалектический материализм фальшивым применением слов «социальный фактор» и вкладывают в понятие «социальный фактор» такое содержание, которое совершенно не соответствует точке зрения диалектического материализма.

Мы в этом отношении должны быть особенно начеку, мы должны быть настороженны в этом отношении, чтобы не дать возможности этим скрытым фидеистам, этим скрытым противникам диалектического материализма подтасовать термины и таким образом подорвать значение того великого учения, которое построено Иваном Петровичем и которое мы, по счастью, должны и можем дальше развивать.

Сейчас, когда мы стоим на рубеже нового этапа в развитии павловского учения, когда мы подходим «к наложению всего многообразия субъективного мира человека на физиологическую канву» и к изучению всех сложных взаимоотношений человека с социальной средой, мы должны твердо держаться определенных позиций, мы должны знать, что мы защищаем, на основе чего мы это защищаем, потому что иначе нас легко могут сбить с толку и помешать нам в развитии этого большого и важного дела.

Тут выявляется опять-таки диалектически очень важный процесс — процесс борьбы противоречий, которые создаются между элементарной физиологией человеческого организма и интересами той социальной среды, к которой принадлежит человек. Когда от элементарных закономерностей

высшей нервной деятельности, будь они представлены первой или второй сигнальной системой, мы переходим к содержанию человеческой личности, к оценке положения человека в социальной среде, мы должны помнить, что каждая нервная система каждого индивидуума, проделав определенный путь развития, индивидуального развития, приводит его к совершенно новым иновым отношениям, и тут-то выступает огромное значение индивидуальных особенностей нервной системы, которые являются результатом, с одной стороны, врожденных задатков, а с другой стороны, тех частных средовых влияний, которым подвергался именно данный организм.

Тут мы приходим к одному из наиболее важных вопросов физиологии нервной системы и к одному из наиболее важных вопросов философии, диалектического материализма, а именно к борьбе наследственных и приобретенных форм деятельности.

Действительно, если бы не существовало наследственных отношений, если бы определенные отношения, фактически возникшие когда-то на ранних этапах развития животных организмов, наследственно не передавались, не закреплялись, то не был бы возможен никакой прогресс, мы не были бы связаны в своем развитии с нашими предками, между нами и предками существовал бы какой-то разрыв. Между тем сейчас мы хорошо знаем, что кажущийся разрыв является результатом, с одной стороны, вымирания каких-то непосредственно перед нами стоявших форм, а с другой стороны, связан с тем, что в процессе развития, совершающегося скачками, в силу количественного роста тех или иных отношений, наступает резкое качественное изменение, выявляющееся в форме скачка. И вот скачок совершился, когда человекообразная обезьяна превратилась в человека.

Но тут-то мы наталкиваемся на чрезвычайно важное обстоятельство. Если бы мы проявляли только те формы деятельности, которые нами наследственно получены, то тоже никакого прогресса не было бы, ибо прогресс основан именно на том, что на почве врожденных деятельностей, в противоречии с этими врожденными деятельностями, возникают новые формы деятельностей, индивидуально приобретенные, и каждый индивидуум, прошедший определенный путь развития, прошедший определенный путь исторического существования, на очень коротком отрезке исторического существования, на протяжении каких-нибудь 60—70 лет, подвергается известным воздействиям и строит новые и новые отношения с окружающей социальной средой.

И тут опять-таки встает вопрос: что из этого должно ликвидироваться и что должно остаться? Учение об условных рефлексах наилучшим образом показывает нам борьбу этих тенденций. Мы видим, как, с одной стороны, организмы сохраняют не только веками, но миллионами лет определенные наследственные задатки, и, с другой стороны, вырабатывают новые и новые индивидуальные формы поведения. И чем выше стоит организм, тем больше его способность строить индивидуальные формы поведения, заменять врожденные деятельности приобретенными деятельностями, подавлять врожденные деятельности, бороться со своей наследственностью и вопреки наследственным задаткам выполнять то, что ему нужно. Но это возможно только благодаря тому, что наследственность обеспечила нам существование нервной системы.

Наш прогресс именно на том и зиждется, что старые, врожденные формы мы используем по-новому, старые наследственные формы приспо-

сабливаем к новому содержанию, имеем возможность постоянно использовать новое содержание, постоянно приобретать это новое содержание, делаться личностью в новом понимании этого слова, с новыми ее особенностями и с новой характеристикой ее отношений с другими личностями.

И тут с особой отчетливостью выступает то положение диалектического материализма, что все в природе развивается и все в природе развивается путем количественного роста, ведущего к качественным изменениям, и путем постоянной борьбы противоположных тенденций.

Мне кажется, что тот путь, который открыл нам Иван Петрович, на который он нас вывел, которому учил нас в дальнейшей работе, есть путь правильный: путь благодарный в смысле накопления новых и новых знаний о природе человека и вместе с тем путь, вполне соответствующий взглядам наиболее передовой марксистско-ленинской философии и вполне благоприятствующий построению единого мировоззрения без всякого внутреннего разрыва.

Несчастье зарубежных ученых, не сумевших освободиться от идеалистических пут, заключается в том, что на определенном этапе работы у них возникает разрыв, из которого они не в состоянии выйти. Строя представление о нервной системе, они сначала идут по правильному пути диалектического изучения нервной системы, но идеалистические взгляды, идеалистические воззрения ставят им в известный момент преграду и не позволяют выскочить за рамки элементарных отделов нервной системы. Будучи идеалистами, они не в состоянии перенести закономерности нервной системы, иногда ими самими изученные и подчеркнутые, на высшие проявления деятельности человека. Их мировоззрение находится в полном разрыве с их научными исканиями, с их научными находками. Им приходится бросать научный метод и переходить на фидеистские позиции.

Благодаря руководящей роли, которую сыграли идеи передовых революционных демократов нашей страны, благодаря научным достижениям корифеев русской физиологии — Сеченова и Павлова, благодаря гениальным трудам создателей единственно правильной научной философии диалектического материализма Маркса—Энгельса—Ленина мы имеем возможность строить е д и н о е ц е л ь н о е п р е д с т а в л е н и е о ч е л о в е ч е с т в е, о е г о п о л о ж е н и и в п р и р о д е и в с о ц и а л ь н о й с р е д е, представление, в котором не остается никаких прорывов и в котором все противоречия приводят к конечному, правильному результату — единому, цельному, научно обоснованному мировоззрению.



ВЫСТУПЛЕНИЕ НА ЗАСЕДАНИИ ВСЕСОЮЗНОГО НАУЧНОГО ОБЩЕСТВА ПЕДИАТРОВ[1]

Товарищи, вы хорошо знаете, что Объединенная сессия Академии наук и Академии медицинских наук вскрыла ряд ошибок в работе физиологов, в частности физиологов — учеников И. П. Павлова, в том числе и моих ошибок. В числе указанных ошибок отмечалось недостаточная разработка высшей нервной деятельности человека и, в частности, ребенка. Для того чтобы правильно оценивать явления высшей нервной деятельности человека, понять всю историю расхождения между высшей нервной деятельностью человека и животных, понять ту пропасть, которая создалась между высшей нервной деятельностью животных и человека, необходимо точное и тщательное изучение всей истории развития высшей нервной деятельности человека.

Если в отношении низших форм нервной деятельности животных и человека мы имеем данные эволюционного процесса, то в отношении высших форм нервной деятельности этого материала нет, потому что непосредственные предки человечества исчезли с лица земли. У нас нет переходных форм между человекообразной обезьяной и человеком, существующих в настоящее время. Эти промежуточные формы исчезли.

Следовательно, наиболее важный путь для понимания высшей нервной деятельности человека и истории его развития представляет изучение онтогенетическое, т. е. изучение процесса развития отдельных индивидуумов, по которому мы можем судить об истории развития человеческой высшей нервной деятельности.

Этот справедливый упрек, который сделан был мне как руководителю учреждений, оставшихся после И. П. Павлова, упрек в том, что я недостаточно развил изучение высшей нервной деятельности человека, побудил меня обратить серьезное внимание на разработку именно этого участка физиологии. Я обратился к А. Ф. Туру и к дирекции Педиатрического института в лице Н. Т. Шутовой с просьбой дать нам возможность совместными усилиями разрабатывать эту важную сторону физиологии.

Те три доклада, которые сейчас были вам представлены, являются только начальной частью тех работ, которые проводятся, и я надеюсь, что гостеприимство, оказанное нам Педиатрическим институтом, а сегодня и Обществом детских врачей, согласившимся выслушать наши доклады, даст возможность и дальше проводить их, чтобы изучить картину формирования высшей нервной деятельности ребенка.

---

[1] Выступление посвящено докладам А. И. Бронштейна, Н. А. Итиной, Д. Б. Малаховской и других на заседании общества 8 октября 1952 г. Публикуется впервые.

Я хотел остановить ваше внимание на следующих моментах. В процессе онтогенеза идет неравномерное развитие отдельных сторон деятельности нервной системы. Мы не можем себе представить, чтобы тот высший отдел нервной системы, который особенно развит у человека и который является материальной основой всех психических функций человека, именно кора головного мозга, развилась отдельно, после того как развились все остальные отделы центральной нервной системы. Само собой понятно, что в процессе онтогенеза идет одновременное созревание, развитие низших отделов центральной нервной системы и в это же время постепенно включается развитие коры головного мозга. Если мы захватываем ребенка на самых ранних моментах его внеутробной жизни, в особенности недоношенного ребенка, значит далеко отставшего в своем развитии, то мы имеем картину дальнейшего постепенного созревания коры мозга и постепенного же созревания нижележащих отделов. Следовательно, с каждым новым днем жизни ребенка будет усложняться картина взаимодействия между корой и подкорковыми отделами. Это развитие может идти неравномерно, и могут быть периоды, когда доминируют корковые функции, могут быть и периоды, когда выступают с большей или меньшей яркостью подкорковые реакции.

Это должно обусловить — и действительно обусловливает — известное непостоянство в ходе развития, кажущиеся противоречия, неустойчивость наблюдаемых реакций, пока, наконец, не наступит такой этап, когда корковые функции в достаточной степени разовьются и возьмут на себя полное господство над нижележащими отделами центральной нервной системы.

Эти явления и наблюдаются, как видно из совместного доклада Н. А. Итиной, В. В. Макаровой и Д. Б. Малаховской, а также из отдельного доклада Д. Б. Малаховской.

Чрезвычайно важно то обстоятельство, что в каждом из этих отделов нервной системы процессы протекают так, как их вскрыл своими исследованиями на протяжении тридцати пяти с лишком лет И. П. Павлов со своими многочисленными сотрудниками. Именно, мы имеем дело с несколькими основными процессами, которые разыгрываются в нервной системе и которые определяют собой всю картину развивающихся отношений.

Всегда, при любой деятельности нервной системы, мы имеем дело с двумя основными процессами — с возбуждением и торможением. Эти процессы неодинаково выражены в разных возрастах. Определенные взаимоотношения между возбудительным и тормозным процессами сложились уже в эволюционном процессе. Начиная с деятельности спинного мозга и отдельных его сегментов, вплоть до коры мозга — мы всюду встречаемся с явлениями одновременного наличия этих двух процессов и перекрывания одного другим, маскировки одного другим.

В числе тех моментов, которые определяют характерную картину каждого отдельного рефлекторного акта, самого простого, самого элементарного спинномозгового рефлекса, мы всегда имеем дело с взаимоотношением между процессами возбуждения и торможения.

Дальше, чрезвычайно важное положение обнаружено И. П. Павловым в значительной степени на основе предшествовавших исследований, в особенности исследований И. М. Сеченова, — то, что определенные отношения между возбудительным и тормозным процессами формируются на основе распространения возбуждения в нервных центрах. Определенная генерализация, определенное расширение сферы возбуждения и рас-

ширение сферы торможения является опять-таки постоянным признаком обобщенности реакции, генерализации реакции, основанной на иррадиации процесса возбуждения и торможения.

Этому соответствует, в конце концов, формирование каких-то определенных соотношений в эволюционном процессе, и в числе реакций, которые могут наблюдаться с первых моментов внеутробной жизни животного или даже у эмбриона животных, извлеченного из матки и помещенного в условия эксперимента, мы всегда видим определенное, готовое, сложившееся в эволюционном процессе соотношение между распространенностью возбудительного и тормозного процессов.

В данных А. И. Бронштейна и Е. П. Петровой мы и видим то обстоятельство, что врожденный рефлекс, врожденная рефлекторная сосательная деятельность может уже с первого часа жизни показать тормозное отношение на действие звукового раздражителя.

И. П. Павлов различал торможение врожденное, или внешнее, и торможение выработанное, или внутреннее, которое развивается уже как функция корковых элементов.

Когда мы переходим к выяснению тех основных физиологических механизмов, которые лежат в основе представленных только что картин, приходится считаться именно с этими явлениями — с тем, что, с одной стороны, явления возбуждения имеют возможность иррадиировать, причем эта иррадиация распространяется как внутри отдельных этажей центральной нервной системы, так и междуэтажно, как снизу вверх, так и сверху вниз; с другой стороны, приходится считаться с явлениями наличного готового торможения, врожденного, которому И. П. Павлов дал сначала название внешнего торможения, а потом рассматривал его как индукционное торможение.

За счет этих двух основных характерных черт возбудительного и тормозного процессов — их взаимного торможения и иррадиации — и складываются в конце концов те или иные картины.

Чрезвычайно важно то, что на ранних этапах развития соотношения неустойчивы. Переменный характер этого явления отчетливо выступает во всех работах. В подошвенном рефлексе в первые сутки подошвенное сгибание перемежается с тыльным, затем на протяжении 2—3 месяцев наблюдается тыльное сгибание, потом — постепенный переход к подошвенному сгибанию и только к концу третьего года — окончательное формирование того подошвенного сгибания, которое характерно для взрослых людей.

Понятно, что можно было бы, как это до сих пор обычно и делалось, исходить только из данных органической патологии мозга, которая обнаружила явление смены подошвенного сгибания тыльным сгибанием в форме симптома Бабинского, а можно это понять и как результат определенных функциональных взаимоотношений.

Мы видим, что у нормального ребенка наблюдается этот переход в течение первых месяцев жизни, и имеются факты, которые свидетельствуют о том, что в течение всей жизни встречаются и подошвенное, и тыльное сгибания; но только одно доминирует, одно подавляет другое. Мы имеем дело с доминированием одной формы реакции над другой, с подавлением, с маскировкой тыльного сгибания подошвенным сгибанием. Это вскрывается сначала в форме непостоянства реакции, затем в форме возникновения или возврата к тыльному сгибанию вместо подошвенного в состоянии сна.

В процессе выработки условного рефлекса был обнаружен очень интересный факт, который отмечался во всех исследованиях школы И. П. Павлова и который подтверждается опять-таки этими данными: условный раздражитель может связываться как с положительной фазой нервного процесса, т. е. процессом возбуждения, так и с отрицательной фазой — с процессом торможения. Можно выработать положительный уловный рефлекс, выражающийся в виде определенной деятельности, и можно выработать условный рефлекс отрицательный, как называл Иван Петрович — тормозной, выражающийся в том, что затормаживается та или иная реакция.

Это обстоятельство в высшей степени важно, потому что в каждом двигательном акте скелетной мускулатуры мы всегда имеем дело с внутрицентральной борьбой центров сгибателей и разгибателей, приводящих и отводящих мышц, тыльных сгибателей и подошвенных сгибателей, и каждый раз, когда осуществляется та или иная форма рефлекса, мы имеем дело с возбуждением одних центров и торможением их антагонистов.

Следовательно, условный раздражитель, который дается, имеет возможность связаться и с положительной, и с отрицательной фазой. В результате этого получается парадоксальная как будто бы картина: у ребенка уже имеется более или менее стойкое подошвенное сгибание в бодрственном состоянии, а во время сна оно оказывается сменившимся тыльным сгибанием. Вы вырабатываете условный рефлекс в то время, когда безусловный рефлекс носит характер подошвенного сгибания, а условный рефлекс приобретает характер тыльного сгибания, и наоборот. Это объясняется тем, что в каждом данном случае вновь применяемый раздражитель прежде всего действует как растормаживатель, он снимает до известной степени наличное торможение и дает возможность вскрыться заторможенным, замаскированным процессам. Следовательно, когда мы применяем раздражитель к какому-нибудь рефлексу, на ранней стадии его развития растормаживающая фаза может оказаться сильнее, чем возбуждающая, и в результате этого происходит извращение рефлекса: вместо тыльного получаем подошвенное сгибание, вместо подошвенного — тыльное сгибание.

Можно было бы думать сначала, что в опытах Д. Б. Малаховской мы имеем дело с возвратом к более старым формам. Этого нет, потому что мы видим, что хотя в одних случаях идет как будто возврат к старому, в других случаях идет как бы шаг вперед. Следовательно, речь идет не о временных этапах, речь идет о двух противоположных фазах нервного процесса — возбудительной и тормозной, и каждый новый раздражитель связывается не с той фазой, которая доминирует, а сначала с той, которая является маскированной.

Это тот физиологический механизм, который можно усматривать в процессе выработки условных рефлексов в той стадии, когда получается такая парадоксальная картина. В этой парадоксальной картине нет ничего противоречащего действительным отношениям, потому что ведь мы знаем, что и в процессе угасания, если мы угашаем сгибательный рефлекс, он может переключиться в разгибательный; если затормаживать один центр, это тормозное состояние в одном центральном очаге является причиной растормаживания или положительного индукционного влияния на антагонистический центр.

Я надеюсь, что эти исследования в дальнейшем дадут нам возможность более детально проникнуть в механизм развития функций центральной нервной системы и подведут (и подводят уже сейчас) постепенно к тому, чтобы выяснить те этапы и те механизмы, которые позволяют чело-

веческому организму перейти от простых реакций на природные раздражители к реакциям на раздражители, исходящие из общественной среды, а также правильно понять и правильно оценить то, как над первой сигнальной системой надстраивается вторая сигнальная система, как они вступают во взаимоотношение и в конце концов дают сложную картину совместной деятельности обеих сигнальных систем и всей системы безусловных рефлексов.

Все эти взаимоотношения могут быть поняты только на основе всей истории формирования их, и мы в настоящее время заняты пока только подведением базы, примитивной, элементарной базы, для изучения перехода человека от состояния животного к состоянию социального организма.



ИЗБРАННЫЕ ГЛАВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ [1]

ЛЕКЦИЯ ПЕРВАЯ

Товарищи, я должен начать с благодарности деканату и дирекции Физиологического института Ленинградского университета за высокую честь, оказанную мне предложением прочесть несколько лекций в этой аудитории. Я не могу без волнения говорить об этом, потому что эта аудитория, этот Физиологический институт является, по существу, родиной нашей русской и советской физиологии. Я должен напомнить вам, что здесь, в этих стенах, Иван Петрович Павлов, только что окончив Рязанскую семинарию, впервые столкнулся с физиологической наукой. Здесь работали два выдающихся физиолога — Ф. В. Овсянников и И. Ф. Цион, и под влиянием их лекций и их занятий Иван Петрович увлекся именно физиологией, а не какой-нибудь другой стороной естествознания, и создал ту исключительную по своему значению физиологическую науку, которой гордится наш советский народ, которая является предметом внимания многих зарубежных стран.

В этих же стенах, как вы знаете, работал в течение нескольких лет отец русской физиологии И. М. Сеченов, а после него кафедру занял Н. Е. Введенский, один из корифеев физиологической науки, вслед за ним — А. А. Ухтомский, оставивший тоже очень большой след в развитии физиологии.

Все это делает особенно ценной и приятной для представителя советской физиологии, для одного из участников построения этой большой науки возможность принять участие, хотя бы небольшое, в распространении физиологических знаний среди нашей советской молодежи. Это заставляет меня проникнуться чувством глубокой благодарности за разрешение мне сегодня здесь выступить. Мне хотелось бы, чтобы в течение нескольких ближайших лекций нам удалось установить между собою достаточно полный контакт, взаимопонимание и возможность оценки тех внутренних связей, которые возникли в результате работы наших учителей (старших поколений нашей физиологии) и нашей творческой работы, работы того среднего поколения, которое должно передать вам, молодые товарищи, идейную сторону советской физиологии, выросшей на почве тех больших предпосылок, которые были созданы нашими прежними, старыми русскими физиологами.

Я не буду говорить о том, что составляет предмет физиологии, каждый из вас это хорошо знает, но надо сказать несколько слов относительно того, почему я избрал как тему для этих лекций — избранные главы эволюционной физиологии.

[1] Цикл лекций, читанных в Ленинградском государственном университете 18 и 25 февраля, 4, 11, 18 и 25 марта, 8 и 15 апреля 1954 г. Публикуется впервые.

Почему я говорю «эволюционной физиологии», что я под этим подразумеваю?

Вы знаете, что физиология развивается уже многие десятки и сотни лет. Вы знаете, что в естествознании огромную роль сыграла эволюционная теория. Но вместе с тем ясно чувствуется, что эта эволюционная теория не нашла себе достаточного отражения в развитии физиологической науки. Физиология развивалась как-то в стороне, вне связи с эволюционной теорией, и в результате этого многие факты большой ценности оказались оторванными друг от друга, не объединенными общим принципом, общей идеей. И вместе с тем многие факты относительно небольшого теоретического значения приобрели какое-то доминирующее значение, в то время как другие факты, на первый взгляд ничтожные, неважные, но имеющие большое теоретическое значение, оказались затушеванными.

Еще в начале нынешнего столетия английский физиолог К. Люкас высказывал горькие сожаления о том, что мало внимания обращается на изучение эволюции функций, на развитие тех функциональных отношений, которые привели к тому уровню, который наблюдается в настоящее время у различных представителей животного царства. Эти его высказывания были правильными. В той же статье Люкас указывал на трудности, которые возникают при попытке изучать эволюцию функций. Нет единого метода, который позволил бы поставить эту эволюцию функций на надлежащие рельсы и вместе с тем обеспечить достаточно правильным накоплением фактического материала и правильным его истолкованием.

Единственным методом казался метод сравнительной физиологии. Но этот метод представляет большие трудности в том отношении, что условия среды, в которых обитают и развиваются отдельные представители животного царства, слишком различны для того, чтобы можно было делать достаточно обоснованные сопоставления и сравнения.

В связи с этим стоит и другое, еще более серьезное обстоятельство, что и сама внутренняя среда различных организмов оказывается далеко не одинаковой и, следовательно, развитие функций, общие закономерности развития тех или иных функциональных отношений могут оказаться затушеванными или замаскированными влияниями различного состава внутренней среды.

Можно было бы, конечно, пытаться искусственно создавать какую-то среду, в которой развивались бы организмы. Однако это оказывало бы слишком серьезное влияние на ход развития и хотя дало бы известный, может быть ценный, материал, но все-таки вывело бы нас из колеи естественного развития организмов и их функциональных отношений.

Задумываясь над этим вопросом и учитывая те высказывания, те мысли, которые мы находим у наших гениальных замечательных учителей — И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, — мы все-таки имеем возможность создать определенный план работы, который должен привести в конце концов к правильным и ценным результатам.

Начиная с 20-х годов я пытался создать такие приемы, найти такие пути исследования, которые являлись бы, с одной стороны, реализацией мыслей и указаний моих учителей и предшественников и, с другой стороны, могли бы привести к правильному представлению о ходе развития функций и о закономерностях, лежащих в основе развития функциональных отношений, и только так казалось мне возможным прийти к пониманию тех разнообразных проявлений одной и той же функции и тех общих закономерностей, которым подчинялись кажущиеся различными функциональные отношения в результате сложного, большого эволюционного пути,

проделанного живым веществом со времени своего возникновения до настоящего времени.

Тут приходится, конечно, считаться с очень большим рядом обстоятельств и условий, в которых протекает развитие функций. Это делает необходимым использование не одного какого-либо метода исследования, а нескольких методов одновременно.

Исходное положение, которое я взял за основу и которое привилось у нас в советской физиологии и как будто бы должно сделаться общераспространенным у нас, — это одновременное использование трех приемов работы.

Один метод работы — это использование сравнительно-физиологического материала, выяснение того, как протекает одна и та же функция у различных представителей животного царства, живущих в разных условиях среды, подвергающихся разным воздействиям среды и проделавших свою особую историю развития.

Второй метод исследования — это эмбриофизиологический метод, прослеживание одной и той же функции в процессе ее индивидуального развития, развития ее у отдельных индивидуумов определенной филетической линии. Но тут чрезвычайно важно не ограничиваться какой-нибудь одной филетической линией, а обязательно брать разные филетические линии и, таким образом, сопоставлять или объединять эмбриофизиологический метод с методом сравнительно-физиологическим.

Наконец, третий метод, возникший в результате определенных медицинских предпосылок, выводов, сделанных на основании клинического наблюдения, — это использование патологического материала и вытекающий из этого экспериментальный прием искусственного разобщения частей в процессе их развития с тем, чтобы выяснить, каковы взаимоотношения между отдельными частями организма и каковы взаимоотношения между теми функциональными проявлениями, которые характерны для той или иной части живого организма и которые в нормальных условиях находятся в обязательном, неизбежном взаимодействии.

Позвольте несколько подробнее остановиться на оценке значения каждого из этих методов и сделать из этого вывод о необходимости сопоставления данных этих трех методов исследования, о необходимости одновременного совместного использования этих различных методов работы, для того чтобы в конце концов получилось полное, действительное понимание эволюции функций.

Самое важное, что нужно иметь в виду как основную предпосылку, как руководящую нить во всей этой работе, это, во-первых, принцип целостности организма и, во-вторых, принцип единства организма и среды. Вы знаете, что эти два принципа являются не только неизбежным выводом из философских воззрений, единственно правильных для оценки физиологических процессов, но они являются и основными положениями физиологического учения Сеченова, Павлова и Введенского. Три корифея нашей науки в различных формах, в различных выражениях, но всегда подчеркивали, высказывали и проводили ту идею, что организм является единым целым, что отдельные органы, отдельные ткани, входящие в организм, не представляют собой чего-то самостоятельно, независимо существующего, а объединены как единый организм, находятся в постоянном взаимодействии и существуют в той форме, какую мы находим только в результате определенного пути развития как определенный результат взаимного влияния, взаимодействия частей друг с другом. С другой стороны, они никогда не представляли себе живой организм вне зависимости

от окружающей среды и постоянно подчеркивали важность тех влияний, которые оказывает среда на протекание тех или иных функций и на сам процесс развития — как морфологический, так и физиологический; в результате этих влияний возникают определенные реакции, которые в свою очередь являются воздействием организма на внешнюю среду.

В соответствии с этим при изучении эволюции функций все время необходимо учитывать, с одной стороны, те взаимоотношения, которые существуют между отдельными органами, отдельными тканями внутри организма и, с другой стороны, те взаимоотношения, которые существуют между организмом и окружающей его средой, постоянно на него влияющей, постоянно изменяющей его состояние и заставляющей его приспосабливаться к себе.

Отсюда вытекает и необходимость использования тех трех методов исследования, о которых я говорил.

Действительно, скажем, мы берем для изучения какую-нибудь функцию в зрелом, развившемся организме. Но организмов очень много, они проделали различную историю развития, они несут следы многих миллионов лет развития живых организмов, а условия этого развития были различными для различных представителей животного царства. Следовательно, исключить метод сравнительно-физиологический, с учетом тех средовых условий, в которых шло развитие данной линии, не представляется возможным.

С другой стороны, условия внешней среды создали определенные особенности развития на разных филетических линиях, и в результате этого развитие каждой отдельной функции могли идти и в различных темпах, и в различные стороны. Одни стороны могли заглохнуть, другие — получить более пышное развитие. В результате этого само взаимодействие частей внутри организма может оказываться несколько отличным на различных филетических линиях.

Следовательно, и история индивидуального развития тоже должна быть учтена. Должны быть изучены и те средовые условия внутри организма, которые обусловили тот или иной ход развития и привели к тому или иному конечному результату.

Отсюда не следует, что при этом обнаружатся только различия и что не обнаружатся определенные господствующие закономерности, общие для всего живого царства.

Задолго до возникновения современной нам эволюционной теории, в додарвиновский период в медицинской науке уже возникли стремления определенные симптомы заболевания трактовать как результат известного нарушения взаимоотношений между органами, которое привело к тому, что на сцену выплыли функции, ранее замаскированные, и патологическая картина явилась просто отражением тех соотношений, которые имели место на более раннем этапе развития. Процессы выздоровления, восстановления нормальных отношений рассматривались при этом как результат повторения тех процессов, которые имели место в истории развития данного вида. Целый ряд симптомов уже в додарвиновский период трактовался с этой точки зрения.

Действительно, и сейчас, особенно в неврологии и психиатрии, приходится с этим считаться. Целый ряд патологических симптомов, патологических рефлекторных актов, патологических форм поведения может быть истолкован и истолковывается в практической неврологии как проявление известной рекапитуляции, как повторение пройденного ранее этапа, как выявление того, что в норме было замаскировано под влиянием

более высоких, более молодых, более поздних уровней развития. И эта точка зрения дает возможность правильного подхода и к самой терапии. Это и дало основание для того, чтобы в эксперименте на животных пользоваться систематическим, планомерно применяемым разобщением частей организма друг от друга. В особенности это касается физиологии нервной системы. Отключение того или иного органа от нервных его связей, освобождение его из-под влияния центральной нервной системы, а в самой центральной нервной системе перерезки на разных уровнях, освобождающие тот или иной отдел от влияния вышестоящего, позволяют экспериментально вызывать у животных те симптомы, которые дает нам клиника. Тем самым получается возможность провести систематический анализ шаг за шагом развивающихся явлений освобождения от функционального воздействия вышележащих отделов, а также проследить и процесс восстановления там, где имеются условия для регенерации связей и для восстановления первоначальных нормальных отношений.

Само собой понятно, что этот последний момент не является очень доступным нам, потому что, как вы знаете, явления регенерации и функциональной реституции, по крайней мере при нынешнем уровне наших знаний, могут быть обнаружены у высокоразвитых организмов, млекопитающих только в условиях перерезки периферических нервов, разобщения органа с центральной нервной системой. Только у беспозвоночных животных возможна регенерация внутри центральной нервной системы. Однако сейчас есть надежда и даже есть первоначальные намеки на то, что путем определенных воздействий можно создать условия, при которых возможна регенерация внутрицентральных нервных путей и, следовательно, могут восстанавливаться и нормальные взаимоотношения внутри поврежденной центральной нервной системы. К сожалению, в настоящее время мы имеем в этом отношении только самые первоначальные намеки и широко использовать этот прием исследования пока еще не можем.

Для того чтобы не быть голословным в этих своих предположениях и соображениях, я позволю себе сегодня начать уже изложение некоторых фактических данных, которые оправдывают пути, взятые нами в основу наших исследований по эволюции функций.

Я начну с одного частного примера, который, однако, сыграл очень большую роль в развитии наших представлений и который в совокупности со всем остальным материалом дает нам ясную картину развития одной определенной функции. Я начну свое изложение с вопроса об иннервации мышц, о развитии функции мышечной ткани, или, вернее говоря, различных представителей сократительной ткани, как вам известно, в подавляющем большинстве случаев осуществляющемся под влиянием нервной системы и не отделимом от функции нервной системы. Следовательно, мы будем говорить о нервно-мышечном приборе.

Частный пример, исторически очень интересный, заключается в следующем. Вы знаете, что мускулатура языка получает двигательную иннервацию со стороны подъязычного нерва — n. hypoglossus, а афферентным чувствительным нервом языка является одна из веточек тройничного нерва — n. lingualis. Еще в 60-х годах прошлого столетия был обнаружен факт, что если произвести перерезку подъязычного нерва, моторного нерва мускулатуры языка, то парализованный на одной стороне язык через несколько дней (4—6) начинает обнаруживать фибриллярные сокращения: вся мускулатура одной половины языка проделывает непрерывные фибриллярные сокращения, подергивания, которые придают поверхности языка такой волнующийся характер. Это можно наблюдать простым глазом.

В это же время, в конце пятых — начале шестых суток, обнаруживается еще одно явление. Если взять на лигатуру периферический конец n. lingualis, чувствительного нерва языка, то раздражение его вызывает сначала учащение и усиление фибриллярных сокращений, а затем дает настоящее, хорошее тоническое сокращение мускулатуры языка. Язык сгибается в парализованную сторону, происходит длительное сокращение, сохраняющееся по окончании раздражения еще в течение многих секунд.

Это явление, описанное впервые французским физиологом Вюльпиаиом, было обозначено им как псевдомоторное состояние, псевдомоторный феномен, т. е. ложномоторный феномен. Ложным он был назван потому, что раздражением чувствительного нерва вызывалось какое-то противоестественное явление. Другое его название — парадоксальное сокращение языка, — парадоксальное потому, что мы тут встречаемся с парадоксом: чувствительный нерв начинает вызывать сокращения.

В нашем столетии этому феномену дали другое название — тономоторный феномен, исходя из того характера сокращений, который наблюдается при раздражении n. lingualis: тоническое длительное сокращение, медленно развивающееся, медленно достигающее своего кульминационного пункта и, главное, надолго задерживающееся, переживающее период раздражения. Но что особенно важно — это то, что почти одновременно было показано, что n. lingualis является не только чувствительным нервом для языка, но и сосудорасширяющим.

Одним из классических приемов лекционной демонстрации является показ сосудорасширяющих нервов. В качестве образца сосудорасширяющего нерва обычно используется именно n. lingualis. В вену, идущую из толщи языка, v. lingualis вставляют канюлю и раздражают периферический конец n. lingualis. При этом вместо одиночных, редко падающих капель крови кровь начинает течь струей, происходит огромное расширение сосудистого русла в толще языка, причем кровь принимает артериальный характер, — расширение настолько велико, что кровь не успевает отдать свой кислород, и ярко алая кровь начинает течь из вены.

Эти два факта пришлось как-то сопоставить. В норме n. lingualis вызывает только сосудорасширяющий эффект в языке, вместе с тем он является проводником чувствительности со стороны слизистой оболочки и мускулатуры языка. После перерезки подъязычного моторного нерва он начинает вызывать сокращения мускулатуры языка.

Этот феномен, обнаруженный еще в 60-х годах прошлого столетия, был, однако, совершенно забыт и заброшен до 20-х годов нынешнего столетия. В нынешнем столетии интерес к этому феномену возник одновременно у нас, в Ленинграде, и в нескольких зарубежных лабораториях. Это очень характерное явление, что совершенно независимо друг от друга у исследователей разных стран в определенные моменты под влиянием многих накопившихся фактов, и притом различных фактов, вдруг возникает интерес к одному и тому же определенному явлению и тогда оно начинает упорно изучаться.

Тономоторный феномен стал интересным с разных точек зрения и привлек к себе внимание разных исследователей под совершенно различными углами зрения, но в конце концов все полученные данные пришлось объединить, и в результате возникли определенные, уже общепризнанные выводы.

С какой точки зрения этот феномен, это явление может представить интерес? Прежде всего возникает вопрос: случайное это явление, относящееся только к языку, или оно может иметь отражение или повторение

и в случаях других мышц? Этот вопрос послужил причиной того, что английский физиолог Шеррингтон произвел перерезку моторных спинальных нервов, устранил, таким образом, моторную иннервацию для мускулатуры задней конечности и через некоторое время после этого производил раздражение задних корешков. Оказалось, что задние корешки вызывают сокращения мышц задней конечности, сокращения тонического характера, медленно развивающиеся, т. е. вюльпиановский феномен оказался повторенным в отношении скелетной мускулатуры конечностей. Это обстоятельство придает явлению общий характер.

В лаборатории Гейденгайна в 70-х годах прошлого столетия были повторены опыты Вюльпиана и это явление было распространено на мускулатуру щеки у собаки, причем тут опять интересное явление заключается в следующем. Головной конец шейного симпатического нерва, как вы знаете, несет в себе сосудосуживающие нервы для органов головы. Вы, вероятно, помните, что впервые сосудосуживающие нервы были обнаружены Клодом Бернаром в шейном симпатическом нерве. Он показал, что при раздражении шейного симпатического нерва происходит сужение сосудов уха, ухо бледнеет, а при перерезке нерва происходит повышенное кровенаполнение уха и тонус сосудов оказывается ослабленным. Но вскоре было показано, что в составе шейного симпатического нерва наряду с огромной массой сосудосуживающих нервов проходят сосудорасширяющие нервы для области щеки.

И. П. Павлов, работавший в то время в лаборатории Гейденгайна, напомнил Гейденгайну об этом факте, и в результате из лаборатории Гейденгайна вышла работа нашего соотечественника Н. Роговича, который показал, что если перерезать моторные нервы — n. trigeminus и n. facialis — и после этого раздражать головной конец шейного симпатического нерва, то можно вызвать тоническое сокращение мускулатуры щеки.

Таким образом, это явление приобретает универсальный характер: на различных представителях мышечной ткани обнаруживается, что если раздражать чувствительный нерв, содержащий в своем составе сосудорасширяющие волокна, на фоне перерезанных моторных нервов, то получаются тонические сокращения мускулатуры.

Тут возник уже новый вопрос: каково же соотношение между расширением сосудов и тоническими сокращениями, является ли одно следствием другого или и то, и другое явление представляет собой следствие какой-то третьей причины.

В настоящее время твердо сложилось представление о том, что, конечно, не расширение сосудов ведет к тономоторному феномену, а есть общая причина, основанная на химической передаче возбуждения.

Как вы знаете, опытами целого ряда исследователей, начиная с австрийского фармаколога Леви, было показано, что в передаче влияния нервов вегетативной системы на иннервируемые ими органы участвуют определенные химические агенты, определенные вещества, получившие название медиаторов. В частности, одним из медиаторов является ацетилхолин. Ацетилхолин является медиатором для передачи сосудорасширяющих эффектов, он же является и причиной возникновения тономоторных явлений.

Я должен напомнить, что мысль о том, что химическая передача возбуждения с нерва на мышцу присуща не только вегетативной нервной системе, как это показал Леви, но может быть распространена и на поперечнополосатую скелетную мускулатуру, исходит опять-таки от на-



Л. А. Орбели с братом академиком И. А. Орбели. 1957 г.



шего соотечественника — от одного из учеников И. М. Сеченова, ныне покойного профессора А. Ф. Самойлова, занимавшего кафедру в Казанском университете, а в последние годы жизни еще и в Московском университете. На основании определенных экспериментов Самойлов высказал предположение, что передача возбуждения с моторного нерва на скелетную мускулатуру тоже осуществляется при посредстве химических веществ, по тому же образцу, как это имеет место в вегетативной системе.

В настоящее время можно считать совершенно твердо установленным, что действительно в этом процессе передачи возбуждения с нерва на мышцу определенную роль играет возникновение в мышце ацетилхолина в одних случаях, а в других случаях — как бы впрыскивание со стороны нерва ацетилхолина или ацетилхолиноподобного вещества в мускулатуру. Когда, в каких условиях имеет место один прием, когда другой — этот вопрос остается еще недостаточно разработанным, но можно считать совершенно твердо установленным, что при переходе возбуждения с нерва на мышцу всегда имеет место кратковременное появление ацетилхолина, который потом ликвидируется соответствующим ферментом — холинэстеразой.

В чем интерес этого явления? Я сказал уже, что исследования некоторых западных физиологов привели к заключению о том, что при раздражении сосудорасширяющих нервов, принадлежащих к вегетативной нервной системе, происходит выделение определенного медиатора — ацетилхолина — и само расширение сосудов обусловлено действием этого химического агента. Затем удалось показать, что ацетилхолин является медиатором в передаче импульсов на целый ряд вегетативных органов, целый ряд вегетативных функций осуществляется при посредстве выделения ацетилхолина и его непосредственного влияния на органы.

Одновременно с этим, как вы знаете, было показано, что имеется и другой медиатор. Подавляющее большинство волокон, принадлежащих к симпатическому отделу вегетативной нервной системы, осуществляет передачу функций через посредство адреналина или адреналиноподобных веществ (мы не можем всегда с уверенностью сказать, что это адреналин или адреналиноподобные вещества). Адреналин и адреналиноподобные вещества являются медиаторами в большинстве тех сосудистых областей, в которых симпатикус вызывает сужение сосудов.

С течением времени выработалась своеобразная терминология. Так как все нервы, по-видимому, передают возбуждение на рабочие органы, на иннервируемые эффекторы при посредстве медиаторов, то разделили нервы на холинэргические и адренэргические. Оказалось, что морфологические отношения, анатомические отношения не всегда совпадают с химической характеристикой. Я вам привел пример сосудорасширителей области щеки у собаки. Симпатический нерв, который во всей голове вызывает сужение сосудов, в этой области вызывает расширение сосудов. Потовые железы работают под влиянием симпатической нервной системы, анатомически это симпатические волокна, вызывающие потоотделение, а медиатором является не адреналин, а ацетилхолин и ацетилхолиноподобные вещества.

Таким образом, надо помнить, что на современном уровне знаний уже нельзя всегда считать, что анатомические отношения определяют собой все. Обычно повсеместно симпатические волокна осуществляют свое влияние через посредство адреналиноподобного медиатора, но есть определенная группа волокон, которая анатомически проходит в симпатических нервах, но является вместе с тем холинэргической.

Встал вопрос относительно того, как обстоит дело в скелетных мышцах. Ведь скелетные мышцы иннервируются соматическими нервами, не принадлежащими к составу вегетативной нервной системы. Там имеется тоже химический способ передачи. Играет там какую-нибудь роль ацетилхолин или нет? Было показано, что и в случае поперечнополосатых скелетных мышц определенная роль принадлежит ацетилхолину, но нужно только, чтобы он был введен интраартериально, чтобы он локально действовал именно на те участки мышечной ткани, где происходит стык между нервным волокном и мышечной тканью как таковой.

Какой же переход от этого к тономоторному явлению? Тут нужно иметь в виду одно очень важное обстоятельство, вскрытое впервые в лаборатории английского физиолога Ленгли его сотрудником Эллиоттом (эти данные отчасти были получены раньше, чем возникло учение о медиаторах), которое заключается в том, что если перерезать какую-либо из веточек симпатического нерва, то соответствующий иннервируемый этой веточкой орган становится особенно чувствительным к адреналину.

Было показано, что все органы, иннервируемые симпатической системой, реагируют на адреналин и дают те же эффекты, которые получаются под влиянием симпатического нерва, а, кроме того, было показано, что если за несколько дней до этого перерезаны симпатические нервы, то повышается чувствительность органа к адреналину. Следовательно, после перерезки адреналин в меньших концентрациях может вызвать эффекты; в тех же концентрациях, в которых он должен их вызывать, он вызывает более сильные эффекты.

С течением времени удалось распространить эту закономерность на целый ряд фактов, и в настоящее время рядом исследователей показано, что любая ткань, лишившаяся своей иннервации, обнаруживает повышенную чувствительность к некоторым химическим агентам, в частности и в первую очередь к тем веществам, которые являются медиаторами при передаче возбуждения с нерва на орган. Это имеет непосредственное отношение к тому тономоторному феномену, о котором мы сейчас говорили.

Речь идет о том, что поперечнополосатые мышцы иннервируются холинэргическими моторными нервами, они обнаруживают определенную степень чувствительности к ацетилхолину, но эта чувствительность резко повышается, если моторный нерв перерезан. Следовательно, тут дело идет о подчинении общей закономерности, о том, что повышается чувствительность тканей к химическим раздражителям, в частности к химическим раздражителям медиаторного значения, если орган освобожден от влияния нервной системы, если перерезан нерв.

Как я уже сказал, это повышение чувствительности и наступление тономоторного эффекта под влиянием ацетилхолина возникает не сразу после перерезки, а в случае мускулатуры языка собаки требуется 5 или 6 суток, для того чтобы эта картина развилась, для того чтобы возникли фибриллярные сокращения мышцы и чтобы холинэргический нерв, n. lingualis, начал вызывать такие тонические сокращения. Это обстоятельство в высшей степени важно.

Но какое это имеет отношение к эволюции функций? При чем эволюционный принцип в физиологии, зачем я об этом явлении заговорил?

Опять-таки в 20-х годах нынешнего столетия, в 1921—1922 гг., мной и моим дорогим товарищем А. Г. Гинецинским были впервые начаты исследования, касающиеся влияния симпатической нервной системы на поперечнополосатые скелетные мышцы. Вопрос этот возник не случайно. Вопрос возник под влиянием определенных эволюционных соображений,

с одной стороны, и, с другой стороны, под влиянием тех специальных идей, которые были высказаны И. П. Павловым относительно трофической роли нервной системы.

Вы знаете, что вопрос о трофической роли нервной системы имеет очень большую историю. Ни для кого не составляло секрета и никто никогда не отрицал, что нервная система оказывает трофическое влияние на различные органы и ткани, потому что при всех поражениях нервной системы всегда в большей или меньшей степени нарушается питание тканей, нарушается трофика тканей, изменяются взаимоотношения между тканью и окружающей тканевые элементы внутренней средой организма и в результате этого возникают или атрофические процессы, или гипертрофические процессы, или распад тканей — словом, целый ряд трофических нарушений.

Но спор шел о том, существуют ли чисто трофические нервы, т. е. такие нервы, которые все свое действие выявляли бы в форме влияния на трофику тканей.

К сожалению, у нас иногда очень плохо пользуются терминологией. Например, говоря о трофическом влиянии нервной системы, употребляется слово «нервная трофика». Конечно, это неправильный термин, от кого бы он ни исходил, потому что нервная трофика есть трофика нервной ткани, мышечная трофика — трофика мышечной ткани. Если речь идет о влиянии нервной системы на мышечную трофику, это есть трофическое влияние нервной системы на мышечную трофику, это есть трофическое влияние нервной системы, а нервная трофика здесь ни при чем, мы интересуемся не тем, что происходит в нервной системе, а тем, что происходит в иннервируемой ткани, — это трофическое действие нервной системы.

И. П. Павлов в 1920 г. в докладе, посвященном известному нашему терапевту А. А. Нечаеву, высказал соображение о том, что все центробежные нервы могут быть разделены на три группы: нервы функциональные, вызывающие деятельность органов, переводящие органы из покоя в действие; нервы сосудистые, вызывающие сужение или расширение сосудов и таким образом регулирующие условия питания тканей, обмен газами, обмен разными веществами, уборку отбросов и т. д., и нервы трофические, которы устанавливают и регулируют интимный обмен между тканевыми элементами и окружающей средой, т. е. кровью и лимфой.

Эта мысль была высказана Иваном Петровичем на основании его ранних исследований, сделанных еще в 80-х годах прошлого столетия, касавшихся влияния центробежных нервов на деятельность сердца. Тогда на основании своих исследований Иван Петрович разделил центробежные нервы сердца на ритмические и динамические, т. е. на нервы, регулирующие ритм сердечных сокращений, и на нервы, регулирующие силу сердечных сокращений, и показал, что динамические волокна, не влияющие на ритм, а влияющие только на силу сокращений, при определенных условиях могут даже вызывать активную деятельность остановленного сердца. Сердце остановили тем или иным способом, а раздражением динамических нервов снова его пустили.

Но И. П. Павлов не считал их двигательными нервами, он говорил, что в данном случае речь идет о повышении жизненных свойств мышцы.

В это же время и другой большой физиолог, тоже один из корифеев физиологической науки, Гаскелл, говорил о повышении функциональных свойств.

Речь идет об одном и том же: изменяются функциональные свойства тканей или жизненные свойства тканей. И то, и другое говорит о возбудимости, об изменении длины рефрактерной фазы, об ускоренном проведении возбуждения вдоль волокон и т. д.

Иван Петрович снова вернул свое внимание к этому факту и категорически высказал ту мысль, что нужно признать наряду с функциональными и сосудодвигательными нервами существование и трофических нервов.

Но эту мысль И. П. Павлова, относившуюся специально к определенному органу — сердцу, однако распространенную им на весь организм, чрезвычайно важно было подтвердить, доказать.

Теперь возникал вопрос: если сердечная мышца, работающая автоматически под влиянием местных условий химической среды, имеет регуляторную нервную систему (регуляторную в том смысле, что она управляет интимным обменом веществ между мышечными элементами и внутренней средой и в результате этого меняет функциональные свойства — повышает возбудимость, укорачивает рефрактерную фазу, ускоряет процесс проведения и т. д., очевидно, в результате каких-то обменных процессов), то нельзя ли представить себе, что и поперечнополосатая мышца, являющаяся наиболее высокоразвитым представителем сократительной ткани, тоже обладает таким регулирующим аппаратом, который управляет функциональными свойствами, т. е. что наряду с пусковыми, или моторными, нервами, которые переводят из покоя в деятельность, могут существовать и нервы, регулирующие функциональные свойства?

Эта мысль зародилась у нас, и первое исследование в этом направлении было проведено и осуществлено по моему указанию и под моим руководством А. Г. Гинецинским. Действительно, удалось показать, что если путем повторных раздражений довести мышцу до утомления, получить характерную кривую утомления мышцы и затем начать раздражение того симпатического ствола, который анатомически связан с этой мышцей, то получается новая волна активности мышцы, она снова приобретает способность производить сокращения и выполнять определенную работу.

Восстановление работоспособности утомленной мышцы впервые и было представлено как доказательство того, что скелетная мускулатура имеет двойную иннервацию: иннервацию пусковую, или функциональную, в моторном нерве и иннервацию трофическую, или, как мы предложили называть, адаптационно-трофическую, в симпатической нервной системе.

Надо сказать, что к этому времени гистологами (в первую очередь голландским физиологом Букке) уже были представлены известные данные, свидетельствующие о том, что в нервном приборе поперечнополосатых мышц приходится иметь дело с двоякого рода терминальными образованиями: с крупными бляшками, которые связаны с моторным нервом, и с мелкими бляшками, которые не связаны с моторным нервом, а представляют собой разветвления симпатических нервов.

Эти анатомические данные вызвали многолетнюю дискуссию, и до сих пор еще некоторые гистологи высказывают сомнение в правильности этих фактов, но я должен сослаться в этом отношении на авторитет целого ряда иностранных исследователей, в особенности на авторитет нашего казанского гистолога А. Н. Миславского. Миславский с рядом сотрудников много лет работал и работает над вопросом о двойной иннервации поперечнополосатых мышц и категорически стоит на той точке

зрения, что, действительно, в подавляющем большинстве поперечнополосатых мышц разных представителей животного царства можно обнаружить мелкие окончания, не перерождающиеся при перерезке моторных нервов и перерождающиеся при перерезке симпатических волокон. Это анатомическое подтверждение. Правильнее сказать, что оно возникло раньше, чем наши физиологические представления, и вызвало в зарубежных лабораториях ряд попыток понять, в чем заключается значение этой симпатической иннервации, но ввиду отсутствия правильной предпосылки они пришли к противоречивым результатам, которые мало что дали. Они предполагали, что тонус мышц определяется симпатической нервной системой, что оказалось, в конце концов, неправильным. Могут быть влияния на тонус, но они представляют только одно из проявлений более общего характера влияния, именно того трофического влияния, о котором говорил И. П. Павлов.

Надо добавить, что мы, я и мои товарищи, дальше исследовали этот вопрос. После влияния на ход утомления мышцы мы изучили влияние на пороги возбудимости при прямом и непрямом раздражении, на хронаксию поперечнополосатых мышц, на целый ряд функциональных свойств и показали, что все функциональные свойства мышцы меняются при раздражении симпатических нервов, причем я должен сейчас же сказать, что основная часть наших исследований была проведена на обескровленных мышцах лягушки, там, где не могло замешиваться и не замешивалось сосудодвигательное влияние. Когда мы работаем с теплокровными животными, конечно, очень трудно разграничить влияния чисто трофические от влияния сосудистой системы, а на обескровленных изолированных мышцах лягушки сделать это гораздо легче, и мы совершенно уверены, что речь идет о прямых влияниях симпатической системы, не зависимых от сосудодвигательных эффектов.

Мы предложили все-таки двойное название — не просто трофические нервы, как говорил И. П. Павлов, а адаптационно-трофические нервы, адаптационно-трофическое влияние, — не в порядке противоречия, а в порядке разъяснения и расчленения фактических отношений.

Дело в том, что если мы наблюдаем повышение возбудимости, укорочение хронаксии, укорочение рефрактерной фазы, повышение сократительных свойств мышцы и т. д., то все эти функциональные проявления — это изменение функциональных свойств и прямо сказать, что здесь речь идет о трофическом влиянии, т. е. об изменении интимного обмена веществ, конечно, еще нельзя. Можно лишь предполагать, что это так. Поэтому мы и предложили расчленить эти две стороны влияния симпатических нервов — влияние на функциональные свойства и влияние на обмен веществ.

Следующим этапом нашей работы явилось доказательство того, что, действительно, при раздражении симпатических нервов в скелетной мышце не только происходит изменение функциональных свойств, т. е. обнаруживается не только адаптационное влияние, но происходит, действительно, трофическое влияние.

На чем это было основано? Было показано, что происходит изменение прежде всего физического состояния мышечной ткани, изменяются упруговязкие свойства и электропроводность мышцы, изменяются химические процессы, ускоряется течение химических превращений; в частности, специально было доказано изменение степени забуференности мышечной ткани, было доказано, что накапливаются определенные буферные вещества; было показано, что происходит изменение именно фосфорного

обмена в мышечной ткани. Все это было сделано группой сотрудников, работавших под руководством Е. М. Крепса, в отношении химическом; в отношении физических свойств это было сделано А. В. Лебединским и сотрудниками, работавшими с ним.

Таким образом, нам удалось показать, что, действительно, в скелетной мышце приходится считаться с двоякого рода нервными приборами, осуществляющими различные функции: с одной стороны, с двигательными нервами, которые вызывают сокращение мышц, создают работу мышечной ткани; с другой стороны, с влияниями симпатической нервной системы, которые изменяют функциональные свойства, изменяют скорость протекания химических процессов, изменяют физическое состояние мышечной ткани, физические свойства ее, но не вызывают функции. Конечно, в зависимости от того, происходят ли одновременно, сопутствуют ли пусковому нерву раздражения симпатической нервной системы или нет, функция будет протекать несколько различно — более энергично, более полно, с большим использованием эффекта, с бо́льшим коэффициентом полезного действия, что тоже было прямо определено, или с меньшим коэффициентом полезного действия.

Это обстоятельство является для нас, с точки зрения эволюционного подхода к деятельности поперечнополосатых мышц, чрезвычайно важным, и сейчас я должен остановить ваше внимание на том, какое отношение это имеет к тому феномену, с которого я начал сегодняшнюю лекцию.

У нас встал вопрос: если после перерезки, паралича моторных нервов у язычной мускулатуры появляется склонность реагировать на раздражение сосудорасширяющего нерва и чувствительного нерва и давать какие-то особые тонические сокращения, то сказывается ли на этом влияние симпатической нервной системы?

Мной и были предприняты исследования совместно с целым рядом товарищей (в них принимали участие С. И. Гальперин, Г. В. Гершуни, А. Г. Гинецинский, А. В. Тонких). Мы занимались изучением этого тономоторного феномена, и, в частности, одним из вопросов было — оказывает ли симпатикус какое-нибудь влияние на этот тономоторный феномен.

Тономоторный феномен нужно себе представлять таким образом: это не есть такое сокращение мышц, какое происходит при раздражении моторного нерва. Язык впадает в какое-то своеобразное состояние, которое выражается несинхронизированными подергиваниями отдельных мышечных волокон, т. е. обнаруживается автоматизм, отличающийся от сердечного автоматизма отсутствием синхронности сокращений отдельных мышечных волокон. Это и понятно. Сердечная мышца представляет собой синцитий, и нужно создать какие-то патологические условия для того, чтобы вместо синхронного сокращения всех волокон получились отдельные фибрилляции, а в скелетной мышце, которая не представляет собой синцития, а представляет более или менее параллельно расположенные мышечные волокна, автоматизм каждого мышечного волокна является независимым от автоматизма соседних волокон, в результате получаются эти фибриллярные сокращения.

Но что происходит, если вы раздражаете n. lingualis, способный вызывать изменение функциональных свойств? Происходит синхронизация этих сокращений всей массы. Вместо отдельных фибриллярных подергиваний вы видите общее сокращение мускулатуры языка, которое держится долгое время. А что происходит, если вы прибавите к этому еще раздражение симпатического нерва? Происходит понижение порогов для n. lin-

gualis, усиление тонических сокращений, удлинение сокращенного состояния.

Но мы пошли еще дальше. Чтобы не перерезались вместе с n. hypoglossus входящие в его состав симпатические волокна, мы делали перерезку n. hypoglossi на уровне выхода его из черепа, до присоединения к нему симпатических веточек. Таким образом, мы получили язык с перерезанными моторными волокнами, но с сохраненными симпатическими волокнами. Тогда явилась возможность, раздражая ветку n. lingualis, вызывать тономоторный эффект и, раздражая симпатикус, получать усиление его.

А что произойдет, если раздражать перерезанный моторный нерв — перерезанный, но еще не вполне переродившийся? Оказывается, что перерождение этого нерва, потеря функциональных свойств требует примерно 10—11 суток, а в течение промежутка времени со дня перерезки до полного перерождения раздражение n. hypoglossi еще может вызвать эффекты. Мы получили картину совершенно такую, какую в норме представляет сердечный прибор. Как вы знаете, сердце работает автоматически, но у него есть два нерва: блуждающий нерв, который вызывает торможение сердечной деятельности, и симпатические волокна, которые вызывают усиление и учащение сердечной деятельности.

Вот мы имеем язык, у которого моторный нерв перерезан и который проявляет известную степень автоматизма, и имеются налицо два нерва. Раздражаете вы симпатический нерв — получаете усиление эффекта, а когда раздражаете перерождающийся, но еще не вполне переродившийся n. hypoglossus, вы можете вызвать прежние, обычные сокращения, но после этого в течение определенного отрезка времени, от нескольких минут до нескольких десятков минут, n. lingualis уже неспособен вызвать эффект. Создаются такие условия длительной заторможенности или длительного снижения функциональных свойств, что тономоторный эффект получиться не может; чем дальше от дня перерезки, тем слабее это тормозное влияние и, наконец, на 10—11-й день вы получаете такую картину, что раздражение перерезанного n. hypoglossi уже не вызывает сокращения, но оно еще тормозит последующее действие n. lingualis.

Невольно напрашивается мысль, что каждый нерв несет в себе различные функции, но его функциональное значение с течением времени изменяется. Моторный нерв в процессе перерождения теряет способность вызывать сокращения, но сохраняет способность тормозить тономоторный феномен, тормозить влияние другого нерва, вмешивающееся сюда. Если цел n. hypoglossus, то бездеятелен, неэффективен n. lingualis. Если вы устранили n. hypoglossus, n. lingualis откуда-то приобретает активность в результате того повышения возбудимости к каким-то химическим агентам, о которых мы говорили.

Эти отношения представляют совершенно исключительный интерес, и мы пришли к заключению, что первое влияние, которое оказывает соматический нерв, есть тормозящее влияние, оно ведет к упразднению автоматических сокращений, прекращению фибрилляции, к снижению реактивности в отношении некоторых химических раздражителей. Устраняется это действие — происходит повышение возбудимости и в результате этого фибриллярные сокращения и реактивность на сосудодвигательные и сосудорасширяющие нервы.

Еще один, последний факт, к которому я привлеку ваше внимание и на этом сегодня закончу. Мы проделали еще один вариант опыта: перерезав n. hypoglossus, мы его тут же сшивали и давали ему возможность

регенерировать. Оказалось, что через несколько недель (требуется около 30—32 дней на регенерацию нерва) наступает функциональная реституция; сначала n. hypoglossus приобретает снова способность тормозить тономоторный феномен, но он сам сокращений еще не вызывает, и должно пройти еще двое суток для того, чтобы он не только тормозил, но сам вызывал сокращение (мы делали эти опыты с С. И. Гальпериным).

Следовательно, в процессе регенерации нерва мы наблюдаем очень интересное явление: врастая в мышцу и овладевая ею, он ликвидирует автоматизм, снижает чувствительность к химическим раздражителям и только после этого сам способен вызывать сокращение.

Следовательно, адаптационно-трофическая функция представляет собой более ранний способ влияния нерва на мышцу, чем пусковая, пусковая возникает позже.

Теперь, если мы обратимся к сравнению некоторых нервов в организме, то можем обнаружить такую картину, что симпатический нерв в подавляющем большинстве мышц вызывающий только адаптационно-трофическое влияние, для некоторых мышц становится пусковым, например для мускулатуры зрачка: он действует на расширяющие мышцы зрачка так, как моторный нерв действует на скелетные мышцы. Значит, определенная часть симпатических волокон приобрела в отношении каких-то мышц уже функциональные свойства.

Из этого мы можем сделать предположение (конечно, пока только предположение), что в процессе развития влияний со стороны нервной системы на эффекторы, на мышцы в частности, нужно улавливать разные этапы: этапы, когда нерв оказывает только адаптационно-трофическое влияние, и этапы, когда он становится в конце концов пусковым, или функциональным, нервом; и, вероятно, и все соматические нервы сначала обладали трофическим влиянием, а потом приобрели способность вызывать функцию.

Такое предположение напрашивается, и целый ряд фактов позволяет уже сейчас сказать, что для этого предположения имеются уже и фактические обоснования.

Об этих обоснованиях придется говорить в следующий раз.

ЛЕКЦИЯ ВТОРАЯ

Если вы помните, в прошлой лекции я познакомил вас с феноменом, давно установленным, носящим название феномена Вюльпиана—Гейденгайна, который заключается в том, что после перерезки моторного нерва языка (подъязычного нерва) через 5—6 суток в мускулатуре языка возникают фибриллярные сокращения, а при раздражении чувствительного нерва языка (n. lingualis) эти фибриллярные сокращения сначала усиливаются и затем переходят в настоящее слитное тоническое сокращение языка.

Этот факт описан еще в 60-х годах прошлого столетия. Затем, как я докладывал вам прошлый раз, обнаружено было, что такие же отношения получаются и в некоторых других мышечных группах, в частности в мышцах конечности.

Если перерезать моторные передние корешки, то через несколько суток задние корешки приобретают способность вызывать тоническое сокращение скелетной мускулатуры.

Этот факт был подвергнут более детальному изучению, и прежде всего возник вопрос: чем обусловлено это тоническое влияние чувствительных волокон?

Я обращал ваше внимание на то, что как n. lingualis, ветка тройничного нерва, так и заднекорешковые волокна спинальных нервов несут в своем составе сосудорасширяющие волокна. Возникла мысль, не стоит ли этот эффект в связи с сосудорасширяющим влиянием?

Но сосудорасширяющее влияние обнаруживается в норме, без всякой предварительной перерезки, а для получения тономоторного феномена требуется предварительная перерезка моторного нерва за несколько суток.

Кроме того, если дело сводится к сосудорасширяющему эффекту, то и другие сосудорасширяющие вещества должны были бы вызывать тоническое сокращение моторно-денервированной мышцы. Были испробованы такие вещества, как йохимбин, гистамин — сильно сосудорасширяющие вещества. Оказалось, что ни один из этих химических агентов тономоторного эффекта не вызывает.

Естественно, явилось предположение, что тут речь идет о каком-то общем факторе, который действует и на сосудистую систему, и на поперечнополосатые мышцы языка или конечностей и который в одних случаях в норме оказывает свое влияние и дает определенный эффект, в других случаях требует какой-то предварительной перестройки.

Как я прошлый раз говорил, в настоящее время выяснено, что дело сводится к влиянию ацетилхолина, агента, который, с одной стороны, вызывает сильный сосудорасширяющий эффект, с другой стороны, оказывается химическим фактором, влияющим на некоторые ткани в организме и, в частности, используемым в организме как медиатор для передачи возбуждения с некоторых нервов на некоторые периферические образования.

Эти факты были нами проверены еще в одном отношении. Было проверено, как меняется с течением времени тономоторное влияние язычного нерва и какими частностями сопровождается влияние язычного нерва на фоне перерезанного подъязычного нерва. Нам удалось показать, как я прошлый раз говорил, что в случае высокой перерезки n. hypoglossi получается своеобразный препарат, находящийся в живом организме — мышца, освобожденная от влияния моторного нерва, но сохранившая симпатическую иннервацию, которая присоединилась к подъязычному нерву у места выхода его из черепа. Мы, по сути, имеем здесь препарат, очень сходный с сердцем в том отношении, что мышца освобождена от моторных влияний, от функциональных влияний головного мозга и находится под контролем двух регулирующих нервов.

Мы из этого препарата извлекли чрезвычайно важные выводы. Удалось показать, что раздражение той части перерезанного n. hypoglossi, которая находилась выше места вхождения симпатических нервов, производит торможение фибриллярных сокращений и на некоторое время устраняет вызов тономоторного феномена путем раздражения язычного нерва.

Наоборот, раздражение верхнего шейного симпатического узла ведет к тому, что фибриллярные сокращения усиливаются и облегчается вызов тономоторного феномена.

Я прошлый раз доложил вам, что тут дело сводится к такому же своеобразному влиянию, какое было обнаружено уже в 80-х годах прошлого столетия И. П. Павловым в отношении сердечной мышцы и которое им рассматривалось как влияние, повышающее или понижающее основные функциональные свойства ткани сердечной мышцы. Это явление и легло в основу разделения Иваном Петровичем всех центробежных волокон на три группы — на группу функциональных нервов, вызывающих переход от покоя к деятельности, на группу сосудодвигательных нервов

и, наконец, на группу волокон, обусловливающих ту трофическую функцию, о которой мы сейчас говорили.

Большой группе советских ученых удалось установить тот факт, что действительно существуют волокна, которые осуществляют чисто трофическую функцию; они не вызывают перехода от покоя к работе, они не вызывают сосудодвигательного эффекта, а если вызывают этот эффект, то наряду с этим, при отсутствии кровообращения, могут произвести определенное влияние на физические свойства мышечной ткани, на ее функциональные свойства, на возбудимость, проводимость; могут изменять временные характеристики данного мышечного органа и вместе с тем обнаруживают несомненное влияние на ход химического превращения, в частности, повышают газообмен в мышцах, повышают коэффициент полезного действия и, таким образом, проявляют, с одной стороны, адаптационное влияние, с другой стороны, трофическое влияние, т. е. непосредственное влияние на физические свойства и на ход химических превращений в ткани.

Теперь разрешите обратиться к вопросу о том, какие дальнейшие направления работы могут быть выбраны для того, чтобы сделать из изложенных вам фактов дальнейшие выводы и обеспечить дальнейшие средства познания физиологии.

Явилось предположение, что в случае тономоторного феномена мы имеем дело с каким-то регрессивным процессом, который основан на том, что поперечнополосатая мышца, в нормальных условиях подчиненная центральной нервной системе, от этого влияния освобождена благодаря перерезке моторного нерва. Тот факт, что для выявления тономоторного феномена требуется 5—6 суток после перерезки нерва заставляет думать, что речь идет не о том, что в данный момент центральная нервная система не влияет, а что в мышце происходят какие-то изменения. Эти изменения фактически выявляются в том, что поперечнополосатая мышца млекопитающих животных начинает реагировать на извне подводимый к ней ацетилхолин.

Внутривенное введение ацетилхолина вызывает сокращение тонического характера, т. е. он оказывает такое же тономоторное действие, которое первоначально было обнаружено при раздражении n. lingualis. Поперечнополосатые мышцы, в частности мышцы языка нормального животного с неперерезанным моторным нервом, на введение ацетилхолина не реагируют.

Оказалось далее, что речь идет о феномене, имеющем очень широкое распространение.

Возник вопрос, нельзя ли что-нибудь подобное получить на других представителях животного царства, стоящих совсем на другой филогенетической линии.

Было обнаружено, что такие же явления можно наблюдать у насекомых, стоящих на совсем другой филетической линии, но представляющих собой очень высокий уровень эволюционного развития. Оказалось, что если убрать некоторые из сегментарных ганглиев, иннервирующих локомоторную мускулатуру, то локомоторная мускулатура насекомых, в норме не отвечающая на извне подводимый ацетилхолин, начинает обнаруживать эту реакцию.

Следовательно, факт имеет более широкое значение, чем можно было бы думать. Оказывается, что это явление наблюдается у довольно отдаленных представителей животного царства и протекает как бы по тому же образцу.

Это обстоятельство заставило нас развивать наши исследования в разных направлениях.

Одно из направлений заключалось в том, чтобы оценить отношение моторно-денервированной мышцы к различным химическим раздражителям.

Тут я должен напомнить вам определенный взгляд И. П. Павлова, который высказывался им еще в самые ранние годы его научной деятельности и который им самим очень широко применялся. Речь идет о фармакологическом методе физиологического исследования. Иван Петрович очень широко этим приемом пользовался, и, в частности, в своей работе с сердечными нервами он его широко использовал для изучения внутрисосудистой рецепторной системы.

Факты показали, что некоторые мышцы некоторых представителей животного царства, в частности денервированные мышцы, начинают реагировать не только на ацетилхолин, но и на некоторые другие фармакологические агенты. В частности, было исследовано влияние на моторно-денервированную мышцу таких агентов, которые в норме считаются парасимпатикотропными или ваготропными. К таким ядам относили, кроме ацетилхолина, ареколин и пилокарпин. Оказалось, что моторно-денервированная мышца начинает реагировать и на эти яды.

Представлялось чрезвычайно важным выяснить, не является ли это реагирование скелетной мышцы на более широкий, чем в норме, круг химических агентов, отражением какого-то этапа, пройденного мышцей в процессе нормального, онтогенетического развития?

Когда стали вызывать тономоторный феномен в первые дни после рождения животного, то оказалось, что он получается гораздо раньше, что не нужно ждать 5—6 суток, а можно наблюдать этот феномен на 1—2-е сутки после перерезки моторного нерва.

Мало того, когда стали изучать влияние n. hypoglossi и n. lingualis в последние дни эмбрионального развития у собак или у кошек, т.е. за 2—3 суток до рождения, то оказалось, что в это время и без перерезки моторного нерва язычный нерв дает тонические сокращения. Мало того, оказалось, что если поочередно раздражать то один, то другой нерв, то обнаруживается очень своеобразное отношение между ними. После раздражения n. hypoglossus n. lingualis теряет свое действие, после раздражения n. lingualis облегчается действие n. hypoglossi.

Вот картина, которая обнаруживается в последние дни эмбрионального развития.

Чем дальше идет развитие животного, тем труднее получить тономоторный эффект со стороны n. lingualis, тем резче выступает действие n. hypoglossi, и, в конце концов, устанавливаются те отношения, которые мы видим у нормальных взрослых животных, т. е. отсутствие моторных эффектов со стороны язычного нерва и полная подчиненность моторному нерву.

Это данные онтогенетического изучения. Если мы возвратимся к другим приемам изучения явления, к сравнительно-физиологическим, то тут картина приобретает еще более интересные формы.

Одной из сотрудниц Физиологического института им. И. П. Павлова, Н. А. Итиной, были проведены сравнительно-физиологические исследования на большом числе мышечных органов различных беспозвоночных животных, и ей удалось показать, что в числе мышечных органов таких различных представителей беспозвоночных, как черви, моллюски, можно

обнаружить целую скалу мышечных органов, которые отличаются различными отношениями к химическим раздражителям.

Если применять те раздражители, о которых я говорил, — ацетилхолин, ареколин и пилокарпин, то можно расположить различные мышечные органы различных представителей животного царства в определенную линию, при этом получится целый спектр. Одни мышцы не реагируют на эти химические раздражители, другие реагируют только на ацетилхолин, есть такие, которые реагируют и на ацетилхолин, и на ареколин, и есть такие, которые реагируют еще и на пилокарпин.

Такие же явления были обнаружены на различных представителях мышечной ткани позвоночных животных, причем оказалось, что имеются группы мышц, которые в норме уже реагируют на извне подносимый ацетилхолин, и есть такие, которые не реагируют.

Из зарубежной литературы стало известно, что в мускулатуре высших позвоночных животных, млекопитающих, в частности человека, имеются определенные мышцы, которые сохранили способность реагировать на ацетилхолин, введенный внутривенно, следовательно, извне подводимый мышце. Это наружные мышцы глаза, мышцы, которые управляют движением глазного яблока. Это обстоятельство в высшей степени важно.

Вся совокупность фактов, о которых я вам только что докладывал, заставляет нас прийти к представлению, что эволюционный процесс характеризуется возрастающим подчинением мышечных образований влиянию центральной нервной системы. Сократительные ткани, обладающие вначале способностью реагировать на химические раздражители, находящиеся в окружающей мышечные элементы среде, постепенно теряют это свойство под влиянием нервных воздействий. Чем больше подчиняет себе мышечную ткань центральная нервная система через посредство моторного нерва, тем более ограничивается реактивность этих образований по отношению к местным химическим агентам и тем большее происходит уточнение мышечной деятельности.

Вам должно быть понятно, что существует большая разница в том, будет ли сокращаться мышца в ответ на всякие изменения химической среды и это действие будет распространяться на всю мускулатуру, или мускулатура окажется освобожденной от влияния химической среды и станет под контроль строго проводимых, в определенных случаях, по определенным нервным волокнам, нервных импульсов. Этот вопрос в высшей степени важен.

Не нужно думать, что это явление, хотя и очень широко распространенное, является единственной формой подчинения нервной системе мышечных тканей. Это не совсем так. Если мы обратимся к мускулатуре некоторых моллюсков, то там мы находим другой способ, близкий к этому явлению, использовавший тот же принцип, но в совершенно другой форме.

Я должен напомнить вам одно замечательное исследование И. П. Павлова. Как вы знаете, Иван Петрович нервно-мышечной физиологией как таковой никогда не занимался. Он занимался изучением кровообращения, занимался изучением пищеварительной системы, центральной нервной системы. Но в молодые годы он сделал одну работу, и эта работа стоит тысячи других работ. Работа касалась беззубки — моллюска, который держит свои створки обычно запертыми, а в известный момент раскрывает их и дает возможность воде омывать жаберный аппарат и другие ткани.

Эта работа Ивана Петровича называется «Как беззубка раскрывает свои створки». В этой работе Иван Петрович показал, что запирательная

мышца, соединяющая две створки, находится обычно в длительном тоническом сокращении, а раскрытие обусловлено тем, что существует нерв, тормозящий это тоническое сокращение. От нервных ганглиев идет импульс, который обрывает существующий тонус, и тогда в силу эластичности скрепки между двумя створками, створки эти раскрываются. Следовательно, обычно мышца удерживает створки прижатыми одна к другой, под влиянием же нервного импульса наступает внезапное ослабление этого тонуса и створки раскрываются. Так впервые было показано, что поперечнополосатые мышечные волокна могут иметь тормозящую иннервацию.

Спрашивается, случайное ли это явление? Нет, если вы обратитесь к головоногим моллюскам, к сепии, то там мы находим такую картину. Мускулатура большей части их конечностей получает обычную моторную иннервацию, но есть две конечности совершенно особого характера — это две очень длинные ноги, два мышечных тяжа с утолщением на конце и с массой присосок. Эти две конечности находятся все время в тоническом сокращении у сепии, они собраны, но когда животное увидело жертву и набрасывается на нее, то эти две конечности стремительно выбрасываются.

Значит, принцип работы этих конечностей основан на том, что на короткое время мышечный тонус стремительно обрывается и в силу эластичности мышцы выбрасываются наружу. Когда сепия умирает, то сами по себе эти конечности тоже отмирают и болтаются, как тряпки.

Вот это обстоятельство в высшей степени важно в том отношении, что из одних и тех же примитивных начальных свойств — способности реагировать на химическое раздражение и способности нервного аппарата устранять эти химические действия — возникают потом различные формы деятельности. В одних случаях (у ряда животных) изменение происходит в том направлении, что устраняется реактивность на химический раздражитель, устраняется возможность вызова сокращения со стороны чувствительных нервов, сохраняется способность вызова активных сокращений только со стороны пусковой моторной иннервации. А у моллюсков это же обстоятельство — способность нервной системы обрывать химический раздражитель — используется только для кратковременного действия, и получается совершенно новая форма управления мышечной тканью.

Теперь разрешите остановить ваше внимание еще на одной стороне вопроса. Если вы помните, в прошлой лекции я объяснял факт фибрилляции в моторно-денервированном языке как автоматическую деятельность отдельных мышечных волокон, но не синхронизированную. Сейчас я хочу остановить ваше внимание на автоматизме органов, в частности мышечных органов.

Это понятие автоматизма вводит часто в заблуждение и приводит к неправильному толкованию как самих фактов, так и формулировок, которые делаются. Почему-то складывается такое представление у некоторых, что понятие «автоматизм» является идеалистическим понятием, что этим вносится что-то недетерминированное в физиологию.

В действительности этого, конечно, нет. Никто из современных физиологов не понимает автоматизм иначе, как реакцию ткани на местные физико-химические условия. Все детерминировано наличием определенных условий, и автоматизм есть реакция той или другой ткани, будь то мышца, будь то железа, будь то эпителий, на определенные физико-химические воздействия среды.

Но при наличии определенных комплексов условий, в ответ на них, деятельность органа может принимать двоякую форму — форму какого-то непрерывного процесса, например длительного тонического сокращения, или форму прерывистой деятельности, при которой периоды активности и покоя чередуются, ткань проделывает определенные функциональные циклы и каждый цикл повторяется много раз. Происходит автоматическая ритмическая деятельность.

Способность к автоматической деятельности при определенных условиях обнаруживается во всех органах и тканях. Нужно только знать, при каких условиях этот автоматизм выявляется, какими факторами он детерминирован.

Мы встречаемся с чрезвычайно широким распространением автоматических эффектов, которые постепенно подчиняются все большему и большему воздействию со стороны центральной нервной системы, и одним из чрезвычайно важных моментов является временная ликвидация автоматизма и даже замена автоматизма исключительным подчинением центральной нервной системе. Мы имеем много фактов, свидетельствующих о том, что это подчинение проходит через стадию замены автоматизма самой рабочей ткани автоматизмом нервных центров. Автоматизм нервных центров подчиняется в большей или меньшей степени рефлекторным механизмам, и, таким образом, все больше и больше уточняется форма деятельности, все больше и больше создаются условия для дифференцированной деятельности.

В этом отношении большой интерес представляет прежде всего сердечная деятельность. Вы знаете, что сердце, изолированное от организма, может часами и даже сутками производить правильную координированную ритмическую работу, (координированную в смысле согласованности между деятельностью отдельных частей сердца). Для сердца холоднокровного животного никаких особых условий создавать не приходится, достаточно вырезать сердце, посадить его во влажную камеру, защитить его от перегревания, и сердце будет работать — сердце лягушки 2—3 суток, черепашье сердце много суток.

То же самое приходится наблюдать на мускулатуре желудка. Желудок можно извлечь, поместить его во влажную камеру, и он будет производить правильные циклы двигательной работы. В желудке дело начинается с перистальтического движения мускулатуры от нижнего конца пищевода до границ пилорической части, где наблюдается временное прекращение перистальтического процесса. После этого наступает суммарное сокращение пилорической части желудка. Так что перистальтика комбинирована с систолой пилорической части. Этой форме деятельности дают название перистоле. Оказывается, вынутый желудок теплокровного животного, помещенный во влажную камеру, может часами производить эту перистальтическую работу.

Возникает вопрос: в какой мере и какими факторами обусловлена эта автоматическая деятельность различных видов мышечной ткани? В настоящее время приходят к заключению на основании большого ряда фактов, что во всех этих случаях большую роль играет ацетилхолин или ацетилхолиноподобные вещества. Значение холина как возбудителя автоматической деятельности впервые было показано в отношении кишечной мускулатуры, затем оказалось распространенным на мускулатуру желудка.

В отношении сердца приходится тоже признать, что сердечный автоматизм в значительной мере обусловлен холиноподобными веществами,

но может быть, другие представители тканей, как сократительных, так и железистых, проделывают свою автоматическую деятельность под влиянием каких-нибудь других химических агентов?

Интерес представляют сравнительно недавно опубликованные данные одного из английских авторов, что ацетилхолин и ацетилхолиноподобные вещества имеют гораздо более широкое распространение, чем мы думали до сих пор.

Специальное внимание было обращено на то, что реснитчатый эпителий, покрывающий жабры у некоторых моллюсков, не имеет нервного прибора. Все поиски нервных волокон, нервных окончаний у этого реснитчатого эпителия не приводят к открытию нервов. Имеется утверждение, что этот реснитчато-мерцательный эпителий не иннервируется, не подчинен нервной системе, но он проделывает регулярные автоматические движения. Оказывается, что эта ритмическая деятельность обусловлена холиновыми эстерами, но разница заключается в том, что речь идет не об ацетилхолине, а о каких-то других сложных эфирах холина. Оказывается, что в животном царстве распространен холин, связанный с другими органическими кислотами. В результате этого может оказаться, что существенной частью является холин, а та или другая органическая кислота в большей или меньшей степени активирует действие холина и приводит к большей или меньшей степени выраженности его эффекта.

Следовательно, задача сравнительной физиологии двигательного аппарата должна состоять в выяснении вопроса, какие именно органические кислоты могут быть использованы для образования сложных эфиров холина.

Это одна из современных задач, но нас больше интересуют сейчас те случаи, которые обнаруживают автоматизм, но в большей или меньшей степени подчиненный влиянию нервной системы. Очевидно, автоматизм реснитчатого эпителия жаберного препарата моллюсков нервной системе не подчиняется, раз ее там нет. Но его нервная регуляция может осуществляться через органы внутренней секреции, и гормональное подчинение этого реснитчатого эпителия может приводить к подчинению в большей или меньшей степени центральной нервной системе.

Вернемся к тем объектам, которые нас ближе касаются. Одним из примеров неполного подчинения автоматизма центральной нервной системе служит наше кровяное сердце. Автоматизм сохраняется, автоматизм все время имеет место, но он регулируется двумя парами нервов — блуждающего и симпатического нерва, из которых одни повышают функциональные свойства, другие снижают функциональные свойства и могут даже временно прервать сердечную деятельность.

В дыхательном аппарате мы имеем уже несколько иную картину. Здесь мы имеем поперечнополосатую мускулатуру, такую же, как мускулатура скелетная, со всеми ее особенностями, но работа которой происходит под влиянием центрального автоматизма. Периферического автоматизма здесь нет (хотя если бы мы денервировали эти мышцы, то спустя несколько суток они обнаружили бы способность к автоматизму). Здесь мы имеем уже значительное подчинение центральной нервной системе, но в форме подчинения автоматической деятельности дыхательного центра.

У лягушек, амфибий, кроме кровяного сердца, существуют еще лимфатические сердца. Они представляют для нас большой интерес в том отношении, что находятся под контролем спинного мозга и проделывают правильную ритмическую работу. Построены они из поперечнополосатой

мускулатуры. Собственных нервных элементов в них не обнаружено до сих пор.

Если перерезать нервы, идущие от спинного мозга к этим лимфатическим сердцам, они останавливаются и в течение нескольких суток ритмическая деятельность отсутствует, но рано или поздно возобновляется. Однако этот ритм уже другой, это не тот ритм, который был при центральной иннервации, снова выявляется автоматизм мышечный. Следовательно, явления эти до некоторой степени аналогичны тому, что мы имеем в тономоторном феномене языка. Разница только в том, что мускулатура языка не обнаруживает центрального автоматизма, язык работает очень разнообразно, не производя повторных циклов сокращения, иначе мы не могли бы пользоваться языком для того, чтобы есть, для того, чтобы говорить, автоматизм мешал бы, а в случае лимфатических сердец имеется полное подчинение центральному автоматизму. Когда устраняются нервные связи между мускулатурой лимфатических сердец и центральной нервной системой, сначала прекращается деятельность на некоторое время, а затем возобновляется собственный мышечный периферический автоматизм.

Это обстоятельство в высшей степени важно. Эти лимфатические сердца представляют большой интерес в том отношении, что на них можно изучать, в период когда они свободны от центральных влияний, отношение мышечной ткани к тем или другим химическим раздражителям; можно сделать их объектом для выяснения тех специфических особенностей, которые выявляются в процессе освобождения лимфатических сердец от центральных влияний.

В системе наших исследований вопросом о функциональных свойствах лимфатических сердец занималась Н. А. Итина и представила очень большой, интересный материал, касающийся этих переходных стадий от потери центрального автоматизма до восстановления периферического мышечного автоматизма.

То же самое приходится говорить относительно локомоторной мускулатуры насекомых.

В отношении насекомых очень большие, я бы сказал, классические исследования сделаны А. К. Воскресенской, которая, хорошо зная класс насекомых, имела возможность выбрать подходящие объекты и под углом зрения тех представлений, которые развиваются у нас в Советском Союзе, исследовала поведение локомоторной мускулатуры различных представителей насекомых в различных стадиях их развития.

Тут интересным является то обстоятельство, что насекомые проделывают очень сложный метаморфоз, и вы имеете возможность проводить исследования и в личиночной стадии, и в стадии полного развития. Здесь выявились некоторые факты, из которых я сообщу наиболее важные и принципиальные.

Оказывается, как я уже говорил, перерезка нервов, идущих к локомоторной мускулатуре, или удаление ганглия, который посылает моторные нервы, ведет к тому, что мышцы начинают обнаруживать реакцию на химические раздражители. В зависимости от того, с каким именно представителем насекомых вы имеете дело, вы можете натолкнуться на сильно продвинувшихся в эволюционном процессе и в значительной степени утративших реактивность в отношении химического раздражителя и на насекомых, которые находятся еще как бы на более ранней стадии эволюционного развития, у которых эта реактивность на химические раздражители еще не в такой значительной степени утеряна.

Если для того чтобы язычная мускулатура вернула свою способность

реагировать на химические раздражители, в частности на ацетилхолин, требуется 5—6 суток, то в классе насекомых обнаруживаются различные представители, из которых одни требуют 8 суток, а есть и такие, которые уже через 2 суток обнаруживают эффект. Мало того, если вы сравните у одного и того же класса имаго и личиночную стадию, то оказывается, что в личиночной стадии существует реактивность к химическим раздражителям, тогда как у имаго требуется несколько суток для ее восстановления.

Если вы сравните различные отделы локомоторной мускулатуры, мускулатуру ног и мускулатуру крыльев, то оказывается, что между ними тоже обнаруживается известная разница как в сроках восстановления химической реактивности, так и в объеме. Одни начинают реагировать только на ацетилхолин, другие и на ацетилхолин, и на ареколин, а есть такие, которые начинают реагировать еще и на пилокарпин.

Вы видите, что в этом отношении полностью подтверждается то предположение, что этот процесс потери реактивности на химический раздражитель и подчинение центральной нервной системе связаны друг с другом. Подчинение нервной системе требует в первую очередь ликвидации реактивности на химический раздражитель, только после этого поперечнополосатая мускулатура целиком оказывается под влиянием центральной нервной системы. Этот процесс происходит в очень широком кругу объектов.

Если сопоставить данные, полученные в отношении наших обычных лабораторных животных — лягушки, у которой усматривается два типа мускулатуры — тонический и не тонический, с материалом, который на широком круге беспозвоночных и позвоночных животных получен Н. А. Итиной и на насекомых получен А. К. Воскресенской, то мы убеждаемся в том, что вся мускулатура, встречающаяся в природе, может быть разложена на широкий спектр мышечных волокон, в различной степени продвинувшихся в эволюционном процессе. Особенно важно, что и внутри самого организма отдельные мышечные ткани не являются абсолютно однородными, в любом мышечном пучке мы можем встретить представителей мышечных волокон, которые в данный момент оказываются на более или менее высоком уровне эволюционного развития, с большей или меньшей потерей способности к химическому раздражителю, с большей или меньшей степенью подчиненности центральной нервной системе.

Это обстоятельство является в высшей степени важным. Оно свидетельствует о том, что уже в процессе развития даже каждого отдельного индивидуума эволюционное развитие мышечных волокон идет различными темпами. Темпы эволюционного процесса даже внутри одного организма оказываются почему-то различными и приводят к тому, что на данном уровне существования животного организма используются отдельные представители мышечной ткани с различными функциональными свойствами.

С точки зрения общей физиологии этот вопрос представляет большой интерес и имеет большое значение. Как вы знаете, когда-то сердечная мускулатура резко противопоставлялась скелетной мускулатуре. Но вы знаете, что это противопоставление оказалось не совсем правильным. Конечно, существуют различия, но это не принципиальные различия, это свидетельство того, что в эволюционном процессе дело идет различными темпами и используются различные уровни развития, различные уровни продвижения в эволюционном процессе для выполнения тех или других специальных функций.

С этой точки зрения интересно происходящее в таком органе, как желудок. В процессе онтогенетического развития мускулатура, сначала

бездеятельная, начинает проявлять активность. Возникает автоматизм, но не одновременно во всех отделах желудка и с разными ритмами в кардиальной, фундальной и пилорической частях. Одни отделы свой автоматизм проявляют в форме длительного тонического сокращения, а другие в форме коротких, ритмически повторяющихся сокращений.

Когда вы обращаетесь к реактивности на яды, то тоже обнаруживаете, что безгранично широкое отношение к химическому раздражителю вначале сменяется известным сужением реактивности, и на различных стадиях развития вы видите различную степень продвинутости в этом отношении.

То же самое в онтогенезе мускулатуры насекомых. У них не только обнаруживается реактивность на химические раздражители, которая отсутствует во взрослой стадии, но мышечные волокна в известный период развития обнаруживают и ритмическую деятельность.

А. К. Воскресенской удалось показать, что это возникновение ритмической деятельности иногда занимает только несколько часов, весь процесс развивается в течение многих суток, а автоматизм появляется только на 6—8 час., нужно его поймать, но он имеет место.

Это чрезвычайно важное обстоятельство, потому что автоматизм может возникнуть и может быть ликвидирован, но во всяком случае в определенной стадии развития он выступает на сцену.

Еще одно важное обстоятельство, связанное с тем, о чем я вам докладывал, представляющее огромный интерес с точки зрения эволюционной физиологии и эволюционной теории вообще.

Вы, вероятно, знаете, что наш выдающийся гистолог А. А. Заварзин в свое время, создавая эволюционную гистологию у нас, систематически изучал насекомых и на основании своих гистоморфологических исследований, произведенных на стрекозе и ее личинке, высказал предположение, что так называемый непарный вентральный нерв, выходящий из каждого сегментарного ганглия брюшной цепочки, является аналогом симпатической нервной системы. Это им было высказано на том основании, что этот непарный нерв дает свои окончания у трахеального аппарата.

Нас это сейчас интересует вот с какой точки зрения. В работе А. К. Воскресенской выявляется чрезвычайно важное обстоятельство. Оказалось, что под влиянием непарного нерва происходит изменение реактивности, в частности, летательных мышц насекомых, изменяются пороги раздражения двигательного нерва, меняется интенсивность эффектов, получающихся при раздражении двигательного нерва, увеличивается работоспособность летательных мышц. Из этого был сделан вывод, что этот непарный нерв ведет себя в организме насекомого так же, как симпатическая нервная система ведет себя в организме позвоночных животных, т. е. он оказывает адаптационное влияние на локомоторную мускулатуру насекомых.

Это физиологическое наблюдение А. К. Воскресенской и сделанные ею выводы нашли себе подтверждение в работах еще одной сотрудницы нашего коллектива — Т. С. Ивановой, которая гистологически обнаружила сплетения непарного нерва у локомоторных мышц насекомых и вхождение волокон непарного нерва в общий ствол соматических нервов, иннервирующих крыловые мышцы.

Таким образом, между двумя резко различными филетическими линиями обнаруживаются общие свойства. На определенном уровне развития формы функционирования переходят от химической реактивности к постепенному подчинению центральной нервной системе. От центральной нерв-

ной системы идет импульс, тормозящий автоматизм, тормозящий химическую реактивность, подчиняющий себе в полной мере локомоторную мускулатуру насекомого. А кроме того, обнаруживается иннервация адаптационно-трофическая, аналогичная иннервации симпатической системой поперечнополосатой мышцы позвоночных животных.

Вы видите, товарищи, что из этого краткого, может быть не очень систематичного, обзора, следует тот вывод, который я предложил вам вначале моей первой лекции, относительно метода изучения эволюционной физиологии. Если вы помните, я указал тогда, что изучение эволюции функций возможно только при условии сочетания трех различных приемов исследования: сравнительно-физиологического метода, онтогенетического метода и метода, основанного на экспериментальном разобщении органов от центральной нервной системы, а где возможно, еще и с последовательной регенерацией.

Вот эти три приема исследования должны непременно быть использованы одновременно в отношении одного и того же объекта. Конечно, это задача очень трудная, такая постановка вопроса и такая постановка исследований возможна только в нашей стране, только наше правительство обеспечивает нам возможность такого широкого охвата предмета.

Вы представляете себе, какие нужно было иметь широкие возможности. Ведь необходимо было привлечь сотрудников с совершенно различным образованием, с различной подготовкой, с умением использовать чрезвычайно разнообразный подопытный материал. Необходимо было располагать временем, чтобы проследить все те функциональные изменения, которые наступают в том или другом случае, в онтогенетическом развитии, начиная от эмбрионального периода и кончая зрелостью животного. Необходимо было привлекать к изучению достаточно широкий сравнительно-физиологический материал. Необходимо было производить сложные экспериментальные повреждения и сохранять после этого животных на долгий срок для того, чтобы обнаружить длительно происходящие изменения. Все это возможно только при условии привлечения к работе представителей различных знаний, объединения их в единый коллектив, направленный на разрешение одной общей задачи.

Вот поэтому мы и вправе говорить, что настоящей эволюционной физиологией, какой она должна строиться, является советская физиология. Это можно с полной уверенностью и полной категоричностью заявить. Хотя очень многие из тех фактов, о которых я вам докладывал, были разработаны даже раньше, чем у нас, были получены отдельными исследователями по тому или другому поводу, но внутренняя связь между ними оставалась неустановленной. А вот построение общей картины на основании специально проведенных исследований, проведенных под определенным углом зрения, для разрешения определенных задач, по определенному плану, — все это, конечно, возможно только в нашей стране.

Эта комплексность исследования, эта многогранность исследования является единственной гарантией правильности тех эволюционных выводов, которые делаются. Отсюда и возникает наше стремление продолжать именно так эту работу, пропагандировать ее, и я должен с большим удовлетворением сказать, что этот эволюционный принцип в развитии физиологических исследований сейчас очень широко начал распространяться у нас в стране.

Не только у нас в ленинградских лабораториях проводятся подобного рода исследования, в них постепенно включилось много других коллективов. Прежде всего нужно подчеркнуть, что совершенно самостоятельно

возникла в Москве эволюционно-физиологическая школа профессора Х. С. Коштоянца, который разрабатывает несколько иные вопросы, но опять-таки в эволюционном аспекте, руководствуясь эволюционной теорией и той теорией развития, которая лежит в основе философии диалектического материализма. Есть еще другие, более ограниченные в своих возможностях лаборатории и группы исследователей, которые тоже ставят себе в основном задачу изучения эволюции.

Я надеюсь, что в нескольких следующих лекциях мне удастся продемонстрировать вам полезность этого эволюционного принципа в развитии физиологии в отношении ряда других функций и произвести сопоставление между ходом эволюционного развития функций периферического нервно-мышечного прибора, о котором я до сих пор говорил, и теми явлениями, которые разыгрываются в центральной нервной системе. Так мы дойдем до того уровня развития, который характеризует человеческий организм и который требует уже использования не только эволюционно-биологического метода, но и изучения влияния социального фактора на человеческий организм, который этим и отличается в первую очередь от остальных представителей животного царства.

ЛЕКЦИЯ ТРЕТЬЯ

Товарищи, разрешите опять вернуться к вопросу о взаимоотношениях между мышцами и иннервирующими их нервными приборами.

Если вы помните, в первой лекции на примере моторно-денервированного языка млекопитающих животных, в частности собаки, я показал вам те своеобразные отношения, которые существуют между различными нервными волокнами, иннервирующими язык и его мускулатуру. Потом на основании данных, касающихся, с одной стороны, эмбрионального развития мышечной ткани и иннервационных аппаратов, с другой стороны, некоторых сравнительно-физиологических данных я старался показать вам, что в эволюционном процессе происходит известная смена отношений, смена поведения тканевых элементов. Именно, легко удается показать, что мышечная ткань, сама по себе свободная от нервных влияний, оказывается легко возбудимой, реактивной в отношении целого ряда химических раздражителей и под влиянием местного химического действия раздражителей осуществляет определенную деятельность. Эта деятельность может носить характер тонических сокращений, может носить характер коротких вздрагиваний; чаще всего эти короткие вздрагивания укладываются в картину определенной ритмической деятельности, и мы обозначаем эти явления как явления автоматизма, носящего либо тонический, либо ритмический характер.

Это обстоятельство является в высшей степени важным. Я еще в прошлый раз подчеркивал ошибочность заключения, будто если мы говорим об автоматизме, об автоматической деятельности, то это привносит что-то идеалистическое. Ничего подобного, конечно, нет. Речь идет о реактивности мышечной ткани того или иного органа, того или иного представителя животных к местным условиям среды. Это материально детерминированный процесс: определенные химические соединения являются раздражителями мышечной ткани и ведут к тому, что в ней возникают процессы возбуждения.

Теперь оказывается, что в процессе развития эта мышечная ткань попадает под влияние нервной системы, на разных этапах развития в мышцу внедряются различные нервные приборы — те приборы, кото-

рые впоследствии, у взрослого животного, оказываются различными по своему функциональному значению и которые в процессе развития вступают в связь с различными периферическими приборами.

Из них формируются, в конце концов, различные группы волокон: афферентные волокна — те, которые на периферии связались с рецепторами или повели к образованию там специальных рецепторов; волокна другой группы становятся пусковыми, функциональными волокнами и ведут к переходу от покоя к деятельности; наконец, третий род волокон стоит в связи с сосудистой системой, управляет просветом мелких артерий и капиллярных сосудов внутри мышечной ткани.

Мы с вами выяснили, что оправдалась мысль И. П. Павлова о том, что существует еще специальный вид волокон, которые, с одной стороны, несут трофическую функцию и управляют интимным обменом мышечной ткани, с другой стороны, в результате этого управления трофическими процессами ведут и к изменению функциональных свойств мышечной ткани, могут делать эту ткань то более, то менее возбудимой, то более, то менее лабильной, то более, то менее быстро осуществляющей свои химические превращения и в результате этого более быстро или более медленно осуществляющей сокращения, то более быстро, то более медленно проводящей сокращение от одного участка к другому. Речь идет о волокнах, которыми регулируются функциональные свойства мышечной ткани.

Уже из того, что сказано о начальном состоянии мышечной ткани и о характере нервных влияний, вытекало, что между этими процессами могут возникать и должны были возникнуть на известном этапе развития какие-то конфликтные отношения. С одной стороны, мышечные волокна проявляют автоматизм, реагируют на местные химические процессы, а с другой стороны, оказываются подчиненными каким-то пусковым нервам, которые заставляют их переходить от покоя к деятельности.

Мы выяснили в двух предыдущих лекциях, что в этом процессе развития обнаруживаются различные фазы. Одной из ранних фаз влияния нервной системы является ограничение химической чувствительности мышечных волокон, почти полная ликвидация реактивности в отношении большей части химических раздражителей и сохранение чувствительности только к одному определенному веществу и притом только в очень ограниченных участках его действия.

Само собой понятно, что такой процесс не может осуществляться единым разом. Конечно, нужно себе представить целый ряд переходных форм, в которых эти изменения, эти процессы развития достигли того или иного уровня, более или менее высокого. И мы, действительно, при сопоставлении функциональных особенностей, функциональных свойств различных групп сократительной ткани в широком круге представителей животного царства и даже внутри одного и того же вида и, как показали дальнейшие исследования, даже внутри одного индивидуального организма можем встретить мышечные и нервные образования, которые находятся на различных уровнях этого основного эволюционного процесса.

Такое положение установлено, с одной стороны, на основании материалов сравнительно-физиологических, путем сопоставления свойств мышечной ткани различных представителей животного царства, с другой стороны, на основании изучения онтогенетического развития, путем сопоставления функциональных свойств одной и той же мышцы, одного и того же мышечного пучка в эмбриональный период жизни животного

на разных стадиях постнатального развития вплоть до того периода, когда организм может рассматриваться как вполне сложившийся, вполне созревший.

Интересным является то обстоятельство, что картину, похожую на то, что представляет описанный мной в первой лекции препарат язычной мускулатуры с перерезанным моторным нервом, на разных стадиях его перерождения, мы можем обнаружить внутри нормального организма. Мы встречаемся в нормальном организме с определенными мышечными образованиями, которые по всему своему поведению совершенно напоминают такой моторно-денервированный язык.

Я позволю себе остановить ваше внимание на небольшом органе, изучение которого претерпело довольно серьезную историю.

Речь будет идти о мускулатуре мочевого пузыря лягушки. Казалось бы, очень неинтересный орган, но этот орган, с точки зрения понимания функциональных отношений и хода развития нервно-мышечных взаимоотношений, представляет очень большой интерес.

Прежде всего надо сказать, что в отношении иннервации этого мышечного органа возникли в литературе серьезные разногласия. Как вы знаете, все мы признаем закон Белла—Мажанди, согласно которому передние корешки являются центробежными, иннервируют различные органы центробежными волокнами, задние корешки являются по преимуществу чувствительными и несут афферентные импульсы от различных органов. Но в 90-х годах прошлого столетия известный австрийский физиолог Штейнах выступил с утверждением, что иннервация мочевого пузыря и прямой кишки у амфибий не подчиняется закону Белла—Мажанди, что тут отношения совершенно обратные: моторные нервы для мочевого пузыря проходят по задним корешкам, а не по передним, причем им были перечислены те сегменты спинного мозга у лягушек, которые иннервируют мочевой пузырь через задние корешки.

Мне пришлось в 1910 г. несколько месяцев проработать в Англии вместе с проф. Ленгли, под его руководством, и мы систематически по его планам проработали вопрос о конструкции автономной нервной системы у амфибий и пришли к другому заключению.

В опытах, поставленных как самим Ленгли, так и мной отдельно от него, в разных комнатах, мы пришли к одному и тому же заключению, что моторная иннервация мочевого пузыря лягушки осуществляется через передние корешки, а не через задние.

На этой почве была переписка между Ленгли и Штейнахом, каждый отстаивал свою позицию. Мы вернулись к этому вопросу уже значительно позже, в разгар наших исследований о трофической иннервации, о тономоторном феномене; по моей просьбе один из моих сотрудников, ныне покойный В. Р. Сонин, вернулся к разработке этого вопроса. Оказалось, что прав и Штейнах, правы и Ленгли и я. Никакого противоречия по существу тут не оказалось.

Дело свелось к следующему. В. Р. Сонину удалось показать, что в определенных условиях можно получить моторные эффекты и со стороны передних, и со стороны задних корешков, но при этом моторные эффекты протекают несколько различно. Эффекты передних корешков получаются быстро, с очень коротким латентным периодом и представляются в виде довольно мощных, быстро протекающих сокращений. Что касается эффектов задних корешков, они протекают медленно, с длинным латентным периодом, с медленным нарастанием высоты сокращения и с довольно длительным последействием. Но самое важное, что выступило

в опытах Сонина, это то, что нужно делать большие интервалы между раздражениями передних или задних корешков. Ни Штейнахом, ни Ленгли и мной не было соблюдено то правило, которое когда-то в очень отчетливой форме подчеркивал Н. Е. Введенский. Н. Е. Введенский, будучи исключительным мастером-экспериментатором в области нервно-мышечной физиологии, в целом ряде своих работ подчеркивал необходимость соблюдения одного правила: не наслаивать эффекты одного воздействия на эффекты другого воздействия. В частности, изучая действие постоянного тока восходящего или нисходящего направления, Н. Е. Введенский рекомендовал вести опыт целиком на восходящем токе или целиком на нисходящем токе, не перебегать от одного направления тока к другому, потому что иначе результаты запутаются. А вот мы торопились и вслед за раздражением одних корешков раздражали другие.

В. Р. Сонину удалось показать, что если раздражать передние корешки, получить от них эффект и затем через очень короткое время произвести раздражение задних корешков, то никакого эффекта не получается, а если удлинить период между раздражениями и раздражать задние корешки, так сказать, при свежем, благополучном, неизвращенном состоянии мускулатуры мочевого пузыря, то задние корешки дают благоприятный эффект.

Иначе говоря, в опытах В. Р. Сонина на нормальных свежеотпрепарованных нервах и мускулатуре мочевого пузыря обнаружились те отношения, которые в свое время были показаны мной и А. Г. Гинецинским, как я рассказывал в первой лекции, на языке с перерезанным двигательным нервом. Я указывал тогда на то, что нам удалось на 6—7—8-й день после перерезки n. hypoglossi, когда n. lingualis уже вызывает тономоторный эффект, раздражением еще не вполне переродившегося подъязычного нерва (моторного нерва языка) вызвать не только более или менее длительное сокращение, но и на известный отрезок времени снять влияние n. lingualis, заднекорешкового нерва.

Затем мы показали, что в зависимости от срока можно также наблюдать и такую картину, что n. hypoglossus на 9—10-й день уже потерял моторный эффект, не вызывает сокращений, а тормозящее влияние на эффекты язычного нерва еще оказывает.

Из этого мы вывели тогда заключение, что моторный нерв сначала подчиняет себе автоматизм, ликвидирует химическую возбудимость и, таким образом, устраняет действие ацетилхолина, освобождающегося в кровь при возбуждении заднекорешковых нервов.

Это заключение оказалось применимым и к нормальным условиям, там, где нервно-мышечный прибор еще находился на какой-то не вполне законченной стадии развития.

Эта работа в дальнейшем была продолжена и развита И. Н. Зотиковой в Физиологическом институте им. Павлова. Ею был подробно изучен иннервационный аппарат мочевого пузыря лягушки, и она пришла к очень важным выводам.

Надо сказать, что и Штейнах, и Ленгли, и я показали, что моторная иннервация мочевого пузыря может осуществляться также со стороны некоторых волокон симпатических нервов. Именно волокна, выходящие из 7-го сегмента спинного мозга, тоже могут вызывать небольшие сокращения мочевого пузыря, тогда как вся остальная иннервация, о которой шел спор, — это волокна 9-го и 10-го сегментов.

Систематически изучая ответные реакции мускулатуры мочевого пузыря на раздражение различных нервов, И. Н. Зотикова показала, что,

действительно, все эти три нерва каким-то образом определяют поведение мускулатуры мочевого пузыря. Оказалось, что наиболее эффективными, наиболее четко вызывающими быстрые и сильные сокращения являются волокна передних корешков. Это парасимпатические волокна, относящиеся к сакральной, крестцовой автономной системе. Что касается заднекорешковых волокон, то они, так же как в опытах В. Р. Сонина, обнаруживали способность вызывать медленно развивающиеся, значительно более слабые и длительные, затяжные сокращения. Что касается симпатических волокон, то их эффекты были непостоянными, но зато выявилось такое отношение, что если производилось раздражение симпатических волокон, выходящих из 7-го сегмента, то после этого и эффекты задних корешков, и эффекты передних корешков оказывались усиленными, т. е. опять-таки получилось то, что имели мы с Гинецинским на моторно-денервированном языке.

Мало того, И. Н. Зотиковой удалось проследить эти функциональные отношения в различные сезоны жизни лягушки. Как вы знаете, лягушка является резко выраженным представителем сезонного функционирования или подчинения сезонным влияниям, и большинство физиологов, занимающихся нервной системой, держится той точки зрения, что летняя лягушка это не то, что зимняя лягушка (немцы даже установили такую терминологию: «Winterfrosch» и «Sommerfrosch»), а весенняя лягушка представляет собой нечто переходное от зимней к летней лягушке. Эти различия относятся к целому ряду свойств: и к возбудимости, и к сократительным свойствам мышцы, и, что особенно важно, к химическому составу мышечной ткани. Известно, что содержание гликогена в мышцах резко изменяется в зависимости от сезона, сахар крови оказывается резко измененным солевой состав изменяется. В настоящее время тот, кто хочет четко, точно, аккуратно работать по нервно-мышечной физиологии лягушки, даже рингеровский раствор готовит по различной рецептуре (относительное содержание тех или иных компонентов рингеровского раствора должно быть иным для зимних и для летних лягушек). Так мы теперь и говорим: «зимний рингер» и «летний рингер». Может быть, не очень правильный с грамматической точки зрения способ выражения, но он установился в лабораторном обиходе.

Было очень важно выяснить, как ведет себя мускулатура мочевого пузыря, находящаяся в очень своеобразных условиях иннервации в зависимости от сезона. Вот что оказалось. Прежде всего надо напомнить, что мускулатура мочевого пузыря сохраняет способность к так называемой спонтанной деятельности, т. е. к тому, что без всякого раздражения нерва, если вы длительно оставляете мускулатуру без всяких воздействий, она проделывает время от времени, периодически, ритмические сокращения. Эта спонтанная ритмика оказывается неодинаково выраженной в различные сезоны. Весенние и летние лягушки дают очень активную спонтанную деятельность; это выражается в том, что период этой активности становится более длительным, ритм более частым, высота сокращений более значительной, малейшее механическое раздражение дает толчок к тому, чтобы возникла уже целая серия последовательных ритмических сокращений. Вместе с тем оказывается, что в весенний период раздражение передних корешков уже оказывается не столь активным, как у зимних лягушек, требуются и более сильные раздражения, и эффекты получаются более слабыми, менее стремительно наступающими, и, что особенно важно, раздражения передних корешков не так отчетливо и не всегда подавляют спонтанный автоматизм, тогда как у зимних

лягушек раздражения передних корешков надолго обрывают спонтанную автоматическую деятельность.

Мало того, оказывается, что в этот период раздражения передних корешков уже не препятствуют эффекту раздражений задних. То, что у зимних лягушек в совершенно отчетливой форме выявилось подчинение заднекорешковых эффектов переднекорешковым, в весенний период оказывается сглаженным.

Но дело заходит еще дальше. На многих экземплярах даже констатируется такая картина: раздражение переднего корешка не только не мешает заднему, но даже способствует ему. Точно так же раздражение заднего корешка может иногда подавить действие переднего корешка. Отношения оказываются совершенно извращенными, и, в сущности, выравнивается роль передних и задних корешков.

Из этого можно сделать очень важный вывод: когда в мышечную ткань врастают нервные приборы, они сначала являются малодифференцированными. Чувствительные нервы, во всяком случае холинэргический компонент чувствительных нервов и переднекорешковых моторных нервов, ведут себя одинаково, и те, и другие могут воздействовать в большей или меньшей степени, в большей или меньшей степени сталкиваются с местным автоматизмом. Но потом наступает дифференцировка, которая выражается в том, что переднекорешковые берут верх над остальными, они активно подавляют местный автоматизм, подавляют возможность вызова эффектов со стороны заднекорешковых волокон, делаются командирами положения. Но у лягушек это обнаруживается в четкой форме только в определенном сезоне. Наступают сезонные изменения, наступают изменения общего обмена веществ у лягушек, и эти утонченные соотношения оказываются в значительной степени нарушенными.

В это время обнаруживается еще одно важное обстоятельство — изменяется реактивность мускулатуры в отношении целого ряда химических раздражителей. В прошлой лекции я упоминал об исследованиях А. Г. Гинецинского, Н. И. Михельсон и Н. А. Итиной, которые в согласии с целым рядом зарубежных авторов показали, что существует определенная гамма химических раздражителей, которые могут оказывать местное воздействие на различных представителей мышечной ткани и вызывать более или менее отчетливо эффекты сокращения. В числе этих раздражителей, хорошо изученных, я упоминал те раздражители, которые принято называть парасимпатикотропными, или ваготропными, веществами, — это пилокарпин, ареколин и ацетилхолин. Оказывается, что есть мышцы, которые реагируют на все эти три вещества, есть мышцы, которые реагируют только на ареколин и ацетилхолин, но не реагируют на пилокарпин, есть мышцы, которые реагируют только на ацетилхолин и не реагируют ни на ареколин, ни на пилокарпин, и, наконец, есть мышцы, которые реагируют только на ацетилхолин, но лишь при условии внутриартериального введения. Это наиболее высокоразвитые представители мышечной ткани.

Оказывается, что мускулатура мочевого пузыря, гладкая мускулатура, подчиненная парасимпатической системе, тоже является в этом отношении показательным объектом. Она в норме реагирует только на ацетилхолин, притом извне принесенный (во всяком случае в зимний период), так что это не самый передовой тип мышечной ткани, а в весенний сезон происходит некоторое расширение — она начинает реагировать и на ареколин. Есть периоды, когда она реагирует и на пилокарпин.

У нас накопился материал, который свидетельствует о том, что есть представители мышечной ткани, главным образом в эмбриональный период развития, которые даже на кураре и атропин реагируют не блоком, не выключением действия нерва на этот орган, а как на химический раздражитель и под влиянием кураре осуществляют сокращение.

Вся эта картина свидетельствует о том, что действительно имеются представители мышечной ткани с поливалентным, как у нас принято говорить, отношением к химическим раздражениям — они реагируют на целый ряд разнообразнейших химических агентов. Но постепенно, в процессе развития происходит концентрация, происходит ограничение химической возбудимости, пока в конце концов не останется только реактивность в отношении одного специфического раздражителя и притом при строго локальном нанесении его через артериальную систему непосредственно на область разветвления нервных окончаний.

Еще одно очень важное обстоятельство, вскрытое А. Г. Гинецинским и А. Д. Адо. Вы все, вероятно, знаете, что если вводить животному парентерально, путем внутривенного или подкожного впрыскивания, какое-нибудь определенное белковое вещество, то организм сенсибилизируется к этому веществу и сенсибилизация может достигнуть такого уровня, когда введение ничтожного количества этого белкового вещества даст картину тяжелого шока, так называемого аллергического шока. Было показано, что в этом аллергическом шоке у млекопитающих животных скелетная мускулатура остается незатронутой. Все вегетативно иннервируемые органы впадают в состояние чрезвычайно повышенной активности, и картина шока представляет собой бурную реакцию всех тканей на введение того вещества, к которому организм сенсибилизирован. Говорят об антигенных свойствах того вещества, которое вводят, называют их аллергенами, когда они начинают вызывать аллергические реакции. Но скелетная мышца оказывается свободной от этого.

Гинецинский и Адо попробовали денервировать скелетную мышцу: сначала перерезали моторные нервы, идущие к той или иной мышечной группе, а затем начинали сенсибилизацию или сначала сенсибилизировали, потом перестригали нервы. Но важно то, что если сделать это к моменту введения аллергена, т. е. того вещества, которое должно создать этот анафилактический, аллергический шок, то скелетная мышца, лишенная моторной иннервации, принимает участие в анафилактическом шоке. Она приходит в деятельное состояние — осуществляется судорожное сокращение. Мало того, оказалось, что в этом аллергическом состоянии скелетная мышца начинает реагировать на целый ряд химических раздражителей, повышается ее общая химическая реактивность и она реагирует даже на такие вещества, как кураре.

Все это является свидетельством того, что, действительно, в процессе развития мы наталкиваемся на существенные взаимоотношения между органами, вступающими в определенную анатомическую и функциональную связь друг с другом. Подтверждается то положение, которое является характерным для нашей советской физиологии и которое вполне оправдывается и философскими установками диалектического материализма, что организм представляет собой целостное образование, что каждая ткань и каждый орган в организме развивается не независимо от своих соседей и от других органов, а все они находятся в известном взаимодействии. Особенно существенно это взаимодействие между организмом и нервной системой, которая в процессе развития приобретает значение специаль-

ного интегрирующего аппарата, объединяющего функции всех органов организма, и координирующего аппарата.

Эти два понятия, конечно, нужно различать — одно дело интеграция, другое дело координация. Интеграция заключается в том, что все схватывается и превращается в нечто единое, а координация заключается в том, что внутри этого единого целого осуществляются функциональные отношения, но так, что друг другу они не мешают. Координация заключается в том, чтобы устанавливать определенную очередность действия тех или иных частей, их совместное действие.

Для того чтобы нервная система могла такую интегрирующую и координирующую функцию выполнять, она должна прежде всего подчинить себе те органы, которыми она будет управлять. Это подчинение нервной системе мышечного прибора проходит через определенные стадии. Мы видим период, когда мышцы осуществляют автоматическую деятельность под влиянием местных химических раздражителей; затем мы видим стадии, когда внедрившаяся нервная система ликвидирует этот автоматизм, уничтожая или ослабляя химическую реактивность мышечной ткани; дальше идет стадия, когда наряду с подчинением, с подавлением автоматизма сама нервная система начинает вызывать моторные эффекты.

Но тут опять-таки мы наталкиваемся на наличие нескольких, сначала конкурирующих механизмов. Различные нервные приборы, внедряясь в мышечную ткань, сначала оказываются равноценными, они все в большей или меньшей степени конкурируют с химическими возбудителями, а затем устанавливается определенная дифференцировка, вероятно, продиктованная влияниями с вышележащих отделов центральной нервной системы. Она ведет к тому, что одни нервы приобретают моторную активность, являются доминирующими в смысле управления, командования мышечной тканью, другие сохраняют только свойство регуляции функциональных свойств. Целый ряд фактов позволяет нам утверждать, что и эти различные влияния, обнаруживаемые в зрелом организме, представляют собой тоже различные этапы эволюционного процесса, застигнутые нами на данном уровне развития.

Кто-то из товарищей спрашивает меня: насколько прочно закреплены различные функции за различными группами нервных волокон, какова роль моторных пусковых волокон в явлениях субординации и координационного торможения мышц-антагонистов? Я сразу отвечу.

Сейчас о субординации я могу сказать несколько слов, а о координационном торможении мышц-антагонистов сейчас пока еще не стоит говорить, это нас отвлечет очень далеко. Я отвечу на первые два вопроса: насколько прочно закреплены функции за группами нервных волокон и какова роль моторных волокон.

В прошлой лекции я обращал ваше внимание на то, что явления, аналогичные тономоторному феномену Вюльпиана—Гейденгайна в языке млекопитающих животных, были констатированы и у других представителей животного царства, в частности, я указывал на работы А. К. Воскресенской, касающиеся мускулатуры насекомых.

А. К. Воскресенской удалось провести сравнительное исследование на локомоторных мышцах имаго и личинки, используя то обстоятельство, что проделывается сложный метаморфоз. Оказалось, что если удалить определенные ганглии, то мышцы, ранее не реагировавшие на извне подаваемый ацетилхолин, начинают реагировать на него. Но в зависимости от того, с каким именно представителем класса насекомых вы имеете дело и в какой стадии метаморфоза вы его берете, требуются различные

сроки для того, чтобы восстановилась эта химическая возбудимость, реактивность в отношении извне подаваемого ацетилхолина. Если для одних насекомых требовалось 8 суток, то у представителей другого вида уже через сутки или через 2 суток обнаруживалось это явление. Следовательно, по мере развития все больше и больше углубляется этот процесс угнетения со стороны нервной системы и для того, чтобы освободились эффекты и снова вернулись первоначальные примитивные свойства, требуются различные сроки. Если взять весь материал, полученный А. К. Воскресенской, то там эти сроки колеблются в диапазоне от 2 до 8 суток, а для мускулатуры языка собаки срок составляет 5—6 суток. Значит, мускулатура языка собаки занимает в этом отношении серединное положение между различными представителями локомоторных мышц насекомых.

То же самое проявляется и в отношении других свойств, возникающих в процессе дегенерации нерва. В работе А. К. Воскресенской выяснилось, что как в процессе индивидуального развития, так и при дегенерации перерезанного моторного нерва почти всегда у всех представителей мышечной ткани насекомых появляется ритмика, но у одних она может занимать большой период времени, у других же продолжается только 6—8 час., а потом стушевывается, так что сказать, насколько прочно закреплен тот или иной этап развития мышечной ткани, очень трудно.

В отношении иннервации мускулатуры мочевого пузыря я сегодня докладывал, что как у Rana temporaria, так и у Rana esculenta мы видим весенние сдвиги функциональных свойств, которые приводят к резкому различию летних животных от зимних, а весенний и осенний периоды представляются переходными, и даже внутри сезонов отношения меняются в зависимости от того, с каким именно организмом вы имеете дело, на каком этапе развития, в какой сезон, при каких условиях питания.

Что касается роли моторных или пусковых нервов в явлениях субординации, то все сказанное выше и является как раз одним из проявлений субординации. Но дальше мы переходим к более высокому уровню. Сегментарные приборы спинного мозга находятся под влиянием среднемозговых отделов центральной нервной системы, тут наступает известная субординация, эти отделы в свою очередь находятся под контролем и влиянием мозжечка, и тут имеется определенная субординация. Все названные отделы находятся в конце концов под контролем коры головного мозга. Субординация ступенчатая, и задачу нашу в дальнейшем и составляет выяснение того, в какой мере на каждом из этих уровней выступают эти субординационные отношения, которые внешне проявляются в изменении свойств подчиненного аппарата, если он освобождается от влияния вышестоящего аппарата. Тут требуются специальные исследования на каждом отдельном уровне. Но я в дальнейших лекциях покажу вам, что уже и сейчас накопился в этом отношении порядочный материал.

Вот одно из важных явлений, опять-таки касающееся той же мышечной ткани. Возник вопрос: как меняются временные характеристики нервно-мышечного прибора и мышечной ткани? Одним из распространенных сейчас приемов определения временной характеристики является измерение хронаксии. Определяется порог возбудимости к тому или иному току; будь ли это разряды конденсаторов или короткие отрезки гальванического тока, все время определяется тот минимальный порог раздражения, который обнаруживается при заведомо длительном раздражении. Потом величина этого порога удваивается и определяется то время,

которое нужно для того, чтобы этот раздражитель двойной пороговой величины мог вызвать эффект.

Я не буду касаться теоретической стороны вопроса, нужно ли это считать определением возбудимости в параметрах времени или расценивать иначе, но во всяком случае практически это очень удобный и очень правильный прием для того, чтобы дать временную характеристику того или иного возбудимого прибора.

В системе моих лабораторий Ю. А. Клаас много лет тому назад были сделаны определения мышечной хронаксии у различных представителей млекопитающих в процессе эмбрионального и раннего постнатального развития, и обнаружилась следующая картина. Сначала никакой возбудимости обнаружить не удается. Потом наступает стадия, когда электрическое раздражение определенного характера начинает вызывать эффекты, хронаксия оказывается чрезвычайно длинной. Затем изо дня в день обнаруживается все большее и большее укорочение хронаксии и к концу эмбрионального периода, к моменту рождения или в первые дни постнатальной жизни хронаксия оказывается чрезвычайно укороченной. Особенно интересно, что вслед за этим, в последующие дни, начинается удлинение хронаксии и в конце концов она устанавливается на каком-то уровне сравнительно короткой хронаксии, но значительно более длительной, чем в конце эмбрионального развития. Это обстоятельство в высшей степени важно, потому что оно свидетельствует о том, что сначала идет как будто бы независимое развитие, а потом, по мере созревания, с укреплением взаимоотношений между центральной нервной системой и периферическими аппаратами начинается известное умерение последних. Действительно, если бы хронаксия мышц всегда оставалась на том коротком уровне, который был достигнут в конце эмбрионального развития, никакой регуляции не могло бы быть. Регуляция возможна тогда, когда есть возможность создавать сдвиги в одну или другую сторону.

Мы обнаружили, что в целом ряде явлений, не только в отношении хронаксии, наблюдается это обстоятельство. Ткань сама по себе, в частности мышечная ткань, претерпевая определенное развитие, дает все большее и большее повышение функциональных свойств, в частности повышение лабильности, укорочение хронаксии, а затем под влиянием каких-то воздействий (это стоит в связи с развитием определенных отделов нервной системы) наступает обратный процесс — удлинение. Это обнаружено не только в отношении хронаксии, но сейчас я не буду на этом останавливаться.

Теперь разрешите перейти к вопросу о том, насколько эти явления, описанные мной в отношении различных представителей мышечной ткани действительно имеют общее значение, касаются ли они только мышечной ткани, или те же либо аналогичные явления можно видеть и в отношении других тканей, других органов.

С этой точки зрения большой интерес представляет явление, опять-таки очень давно известное в физиологии, если не ошибаюсь, с 60-х или 70-х годов прошлого столетия (тут дата не играет роли), — это так называемая паралитическая секреция, обнаруженная впервые на слюнной железе. Было показано, что раздражением определенных нервов можно вызвать секрецию слюнных желез. Эти факты были впервые установлены Людвигом. В частности, в отношении подчелюстной и подъязычной слюнных желез было показано, что chorda tympani, если ее раздражать, вызывает секрецию подчелюстной слюнной железы — факт, очень легко демонстрируемый. Но дальше обнаружилось, что если перерезать этот нерв

и оставить животное жить, то через сутки начинается так называемая паралитическая секреция. Слюнная железа не обнаруживает покойного состояния, на протяжении многих суток она непрерывно сецернирует слюну, примерно около одной капли за полторы или две минуты. Слюна густая, тягучая. Паралитическая секреция длится около 40 суток. Если создать условия для того, чтобы концы перерезанной chorda tympani были сближены и была облегчена возможность регенерации, то примерно через 40—42 дня паралитическая секреция прекращается.

Что, с нашей точки зрения, сейчас интересно? Факт этот, как я говорю, был известен давно, но он привлек к себе внимание в сравнительно недавнее время. Исходя из данных ленглеевской лаборатории о том, что в денервированном органе повышается чувствительность к химическим раздражителям, Б. П. Бабкин, наш русский физиолог, испытал действие адреналина и высказал предположение, что, вероятно, адреналин является одним из возбудителей этой паралитической секреции. Заключение это не совсем правильно, и я потом дам разъяснение, в чем его ошибка, но факт то, что введение в кровь адреналина усиливало паралитическую секрецию.

У меня в лаборатории был проделан следующий опыт. Сперва было подтверждено, что после перерезки chorda tympani наступает паралитическая секреция. Можно было регулярно наблюдать, как каждые полторы-две минуты падает капля слюны. В это время, когда железа дает паралитическую секрецию, конечно, отсутствует рефлекторная реакция слюнной железы на раздражение ротовой полости пищевыми веществами. Можно кормить собаку мясным порошком, сухарным порошком, вливать кислоту, словом, испытать действие всех тех раздражителей, которые были охарактеризованы Павловым как основные возбудители рефлекторной работы слюнных желез, — рефлексы на слюнную железу пропали, а вместе с тем имеет место непрерывная спонтанная паралитическая секреция. Но проходит 40—42 дня, и мы обнаруживаем такую картину: если вы даете животному тот или иной пищевой раздражитель, кормите мясным или сухарным порошком — паралитическая секреция обрывается. Но это только в поздние сроки, около 40-го дня и в течение одних или двух суток имеется такая картина: пищевой раздражитель рефлекса не вызывает, как не вызывал предыдущие 40 дней, но он тормозит паралитическую секрецию, а еще позже, через сутки-двое, он начинает вызывать рефлекторную реакцию, но в это время уже нет паралитической секреции.

Следовательно, налицо полная аналогия с тем, что мы имели в отношении мышечной ткани. Очевидно, какие-то химические продукты, циркулирующие в крови, раздражают эту денервированную железу, освобожденную от влияния секреторных нервов и вызывают непрерывное истечение слюны. Когда восстанавливается нервная связь, когда железа опять подчиняется центральной нервной системе через посредство центробежного нерва, нервная система в первую очередь подавляет химическую возбудимость железистых клеток, и это выражается в том, что на короткое время обрывается паралитическая секреция. Регенерация и функциональная реституция нерва идут дальше, паралитическая секреция совсем прекращается, прочно затормаживается, и в это время нерв начинает вызывать ответную реакцию слюнной железы. Аналогия, как вы видите, полная.

Если мы обратимся к железам желудочным, то вы знаете, что в большей части желудочной стенки находятся так называемые желудочные, пепсиновые железы, которые построены железистыми клетками двух типов —

главными клетками, которым правильно приписывается функция выработки пепсина, и обкладочными, которые сецернируют соляную кислоту определенной концентрации. Какими возбудителями направляется работа желудочных желез?

В течение очень длительного времени шли споры относительно того, влияет ли нервная система на работу желудочных желез или не влияет. Мастера физиологии Людвиг, Гейденгайн отрицали влияние нервной системы, и И. П. Павлов был первым, кто сумел в отчетливой форме доказать, что работа желудочных желез действительно подчиняется действию центральной нервной системы. Как вы знаете, это было доказано путем осуществления двойной операции над желудком и пищеводом, именно наложением желудочной фистулы и перерезкой пищевода на шее — эзофаготомией. На таких эзофаготомированных собаках И. П. Павлов и Е. О. Шумова-Симановская показали, что при даче пищи собаке, при так называемом мнимом кормлении, когда собака берет пищу в рот, разжевывает, проглатывает, но пища вываливается из перерезанного пищевода, не достигая желудка, из полости желудка в желудочную фистулу изливается в больших количествах желудочный сок. И дальше, если перерезать на шее оба блуждающих нерва, этот рефлекс с полости рта на желудочные железы выпадает.

Таким образом, было доказано влияние центральной нервной системы на работу желудочных желез. Было показано, что рефлекторное воздействие осуществляется со стороны слизистой оболочки ротовой полости через афферентные нервы, различные разветвления тройничного нерва, а центробежный путь рефлекторной дуги проходит по блуждающему нерву. Но с течением времени удалось показать, что введение пищи в желудок тоже вызывает секрецию и даже при условии перерезки блуждающих нервов. Были сделаны сначала разные предположения, но в конце концов установилась почти общепризнанная точка зрения, что в данном случае имеет место так называемая химическая фаза работы желудочных желез, которая объясняется тем, что из пилорической части желудка выводятся определенные компоненты пищевой массы и, кроме того, сама пилорическая часть выделяет какой-то химический раздражитель, который, поступая в кровяной ток, вызывает секрецию желез.

Следовательно, принято делить всю работу желудочных желез на две фазы: фазу нервную и фазу химическую. Между этими двумя фазами оказался чрезвычайно интересный антагонизм.

В Ленинграде в лаборатории М. П. Бресткина была сделана очень интересная работа с лишением собаки витамина B_1 (тиамина). Животные были посажены на диету, совершенно освобожденную от тиамина. В результате этого через некоторый промежуток времени, через несколько суток, выступило такое явление — у эзофаготомированной собаки пропал рефлекс на мнимое кормление. Собаке дают есть, она жует, проглатывает пищу, а желудочная железа не дает секреции, совершенно пропала нервная фаза. С течением времени это приводит к тому, что животные отказываются есть, у них пропадает аппетит. Но важно то, что рефлекс с полости рта пропал, нервная фаза выпала при картине авитаминоза.

Что же в это время наблюдается? В это время, оказывается, чрезвычайно повышена химическая реактивность желудочных желез. Дозы какого-нибудь либиховского экстракта или бульона, введенные в желудок, вызывают из изолированного желудочка (если одновременно сделать изолированный желудочек по Павлову) обильную секрецию, во много раз превышающую ту секрецию, которая наблюдается в норме. Но вы

снова переводите животное на витаминизированную пищу, прибавляете в пищевой рацион витамин B_1 — и через несколько суток восстанавливается нервная фаза, опять появляется рефлекс со слизистой рта, а возбудимость в отношении химических раздражителей, в отношении мясного экстракта резко падает, в 5—10 раз.

Мы видим тут наличие определенного антагонизма между реактивностью желудочных желез на химические раздражители и реактивностью на нервные импульсы, приходящие по блуждающему нерву. Это в высшей степени важный факт.

Далее, большинство из вас, вероятно, знает, что в лабораториях И. П. Павлова уже много лет назад В. Н. Болдыревым был обнаружен чрезвычайно важный и интересный факт: работа пищеварительного тракта, как в его моторной части, так и в секреторных аппаратах, осуществляется не только под влиянием пищевых раздражителей, но и при пустом пищеварительном канале. Это так называемая периодическая деятельность пищеварительного тракта. Она выражается в том, что периодически, каждые полтора-два часа начинается усиленное сокращение желудочной мускулатуры, которое распространяется на двенадцатиперстную кишку, происходит секреция поджелудочного сока, раскрывается общий желчный проток и желчь выливается в кишку, перистальтическая волна распространяется до толстой кишки, до прямой кишки, одним словом, весь пищеварительный тракт приходит в деятельное состояние и это деятельное состояние занимает 20—30 мин. Потом опять наступает перерыв на полтора-два часа и опять период работы. Так в течение суток периоды работы чередуются с периодами покоя.

Единственным исключением из всего пищеварительного тракта являются желудочные железы, которые не участвуют в этой периодической деятельности. Все исследования, которые проводились в этом направлении, свидетельствовали о том, что желудочные железы этой периодической работы не осуществляют, они сохраняют покой, а весь остальной пищеварительный тракт проделывает более или менее одновременно эту работу.

Несколько лет тому назад у меня возникло желание в связи с теми опытами с паралитической секрецией подчелюстной железы, о которых я только что говорил, организовать работу по функциональной реституции других нервов. Функциональная реституция chorda tympani выражается в том, что она подавляет паралитическую секрецию, а потом начинает осуществлять рефлекторное воздействие на слюнную железу. А как функционально реституируются другие нервы? Пришло в голову заняться вопросом о функциональной реституции блуждающих нервов в отношении пищеварительного тракта.

Первая работа, которая была сделана в этом направлении (короткая, непродолжительная работа), показала очень интересное явление, как бы случайно вырвавшееся, а именно то, что при перерезке блуждающих нервов в некоторых случаях желудочные железы участвовали в периодической деятельности. Этот факт казался парадоксальным, он сначала был подвергнут целому ряду различных толкований и на некоторое время остался заброшенным. Но после этого по моей просьбе моя сотрудница М. Б. Тетяева занялась специально разработкой вопроса о функциональной реституции блуждающего нерва и тех именно его ветвей, которые иннервируют пищеварительный тракт. Надо сказать, что для этого потребовалась героическая работа. Нужно было иметь, конечно, не одно, а много животных, свыше десятка, у которых наложена желудочная фистула, сделана эзофаготомия, перерезаны блуждающие нервы. Эти собаки в первые периоды

оказываются совершенно дефективными в отношении работы пищеварительного тракта, они эзофаготомированы, их нужно искусственно кормить через нижний отрезок пищевода или желудочную фистулу, но что самое главное — функциональная реституция блуждающего нерва осуществляется не в 40 суток, а требуется 5—6 лет, и, значит, надо выдержать животных в такой трудной обстановке на протяжении многих лет. Требуется тяжелый систематический уход за ними и систематические наблюдения.

Что же из этой работы особенно интересно для нас в данный момент? Что секреция желудочных желез обрывается, было установлено раньше Павловым. Вы кормите животное, слюнные железы работают, а желудочные железы не дают никакого ответа. Только при даче пищи уже в желудок и нижележащие отделы наступает химическая фаза, течет сок и таким образом осуществляется переваривание.

Но для этих опытов приходится не только перерезать блуждающие нервы, но и сшивать их, и мы сначала перерезали нерв на одной стороне, не делая еще желудочной фистулы и эзофаготомии, сшивали нерв, оставляли его на некоторое время, год-полтора-два, зная, что за это время реституция не наступит, затем делали эзофаготомию и желудочную фистулу и после этого перерезали второй блуждающий нерв и его тоже сшивали. Таким образом, возня с этой собакой, тяжелый уход укорачивался приблизительно на два года. Это практически очень выгодно.

Когда перерезаны оба блуждающих нерва, один недавно, а другой года за полтора-два, но он еще не успел реституироваться, конечно, нервной фазы нет, но есть химическая фаза, а затем обнаруживается временами непрерывная секреция желудочного сока. Когда наступит полная реституция (для этого требуется около пяти лет), желудочные железы снова начинают давать первую, рефлекторную фазу желудочной секреции.

В это же время происходят очень большие изменения в моторной активности желудка. Желудочная мускулатура активно участвует в периодической деятельности, производя ритмические сокращения в определенные периоды, затем успокаиваясь на некоторое время и снова осуществляя период работы.

В реституции моторной деятельности желудка выявились определенные фазы. Оказывается, после некоторого периода отсутствия моторной деятельности наступает этап, выражающийся в непрерывной моторной активности желудочной мускулатуры. Потом, по мере функциональной реституции блуждающих нервов в этой моторной активности вырисовываются все более и более длительные периоды покоя и устанавливается нормальная периодическая деятельность. Значит, влияние блуждающего нерва сказывается в периодическом прекращении непрерывной деятельности мускулатуры желудка.

Мы сейчас еще не можем сказать, за счет чего возникает через много лет эта непрерывная активность желудочной стенки — возникает ли она под влиянием импульсов, идущих по определенным нервным волокнам в составе блуждающего нерва, а позже наступает вмешательство тех или иных нервов или как-нибудь иначе, но факт то, что сначала наступает непрерывная длительная активность, которая периодически обрывается под влиянием импульсов, идущих из центральной нервной системы.

Это чрезвычайно важный и интересный факт — факт постепенного подчинения и создания такой периодической активности.

Эта периодическая деятельность изучалась целым рядом исследователей, очень много работ сделано в этом отношении. Биологический смысл ее нам недостаточно ясен, но, по всей вероятности, правильна точка зрения, высказанная некоторыми авторами, что эта периодическая деятельность направлена на систематическую периодическую очистку пищеварительного тракта от всего того, что там застряло. Это наступает при пустом желудке, после того как пищеварительный акт закончен. От момента дачи пищи до того, как может выявиться эта периодическая деятельность, обычно проходит 5—6 час.; когда закончился весь пищеварительный процесс, тогда начинают выступать эти периоды активности и покоя. При этом происходит секреция всех соков, кроме желудочного сока, и активная перистальтическая работа от желудка до прямой кишки. Таким образом, из желудочно-кишечного тракта выводится все, что там могло застрять. Это одно из объяснений.

Но одно дело — биологический смысл, другое дело — физиологический механизм. Мы не знаем биологического смысла, а физиологический механизм понемногу начинает выясняться.

Я хочу привлечь ваше внимание в связи с этим к одному замечательному факту. У нас были проделаны работы, касающиеся развития моторной активности желудочной мускулатуры в процессе онтогенетического развития. Работа эта сделана С. Э. Беленькой. У крыс, свинок, щенят, котят начиная с первых суток после рождения и до достижения зрелого возраста иссекались желудки, помещались в тиродовский раствор, газируемый кислородом, при температуре тела и регистрировались движения отдельных частей желудочной мускулатуры — кардиальной части, фундальной и пилорической. Как я в прошлый раз докладывал вам, в первые сутки обычно у некоторых животных наблюдается полная бездеятельность, со вторых суток начинается активность. Эта активность разно выражена в разных отделах, каждый отдел проделывает свою историю развития, но, что особенно интересно для нас сейчас, на определенной стадии развития мы наблюдаем, главным образом в кардиальной и пилорической частях, а иногда и в фундальной части, различно у разных представителей животного царства, наступление этой периодической активности. Бросается в глаза то, что сначала устанавливается непрерывная деятельность, а потом начинается переход к периодической активности. Это обстоятельство заставляет нас думать, что те влияния, которые устанавливаются со стороны центральной нервной системы и ведут к центральному происхождению периодичности, могут быть фиксированы наследственностью. Поэтому в различных стадиях развития мы уже констатируем и без предварительной перерезки (тут же, перед самым опытом перерезаются нервы) эту периодическую активность. По-видимому, речь идет о том, что какие-то центральные влияния, субординационные влияния, подчинившие себе определенным образом моторную деятельность пищеварительного тракта, потом сказываются и на изолированном органе, они каким-то образом фиксированы.

В дальнейшем, вероятно, при сохранении нормальных иннервационных отношений опять все время выступает эта управляющая роль центральной нервной системы через посредство вегетативных нервов. Но самый этот момент отражения даже в изолированном органе этой периодичности представляет огромный интерес и заставляет нас думать о том, каким образом это осуществляется. Сейчас я не имею никаких данных для того, чтобы объяснить способ возникновения этой периодики, но во всяком случае кажется, что это является отражением тех влияний, которые

из поколения в поколение осуществлялись со стороны центральной нервной системы и, в конце концов, фиксированы наследственностью.

Еще важный момент, к которому я должен привлечь ваше внимание в заключение сегодняшней лекции, — что те факты, те отношения, о которых я говорил, имеют еще более универсальный характер. Мы видели их на различных представителях мышечной ткани, мы видели их на представителях желез — на желудочных железах, слюнных железах, видели их на таких специализированных мышечных органах, как мочевой пузырь, лимфатическое сердце. Всюду выступает эта картина: процесс развития того или иного органа и его функциональных способностей с известного момента подпадает под влияние нервной системы, и дальнейшее развитие идет не так, как оно шло бы, если бы орган был предоставлен сам себе.

Но что в этом отношении нам известно? Известен чрезвычайно любопытный факт. В зависимости от того, в какой стадии вы удалите нервную систему, могут наступить совершенно неожиданные явления. Я думаю, на меня не рассердится мой товарищ и друг А. Г. Гинецинский, если я расскажу об одном факте, который он установил уже сейчас, работая в Новосибирске. Он занялся изучением влияния денервации на почечную ткань. В этом отношении у нас и раньше были сделаны определенные наблюдения здесь, в Ленинграде, которые показали, что денервированная почка сравнительно хорошо продолжает свою работу, ее деятельность отличается только большей инертностью по сравнению с нормальной почкой. Эта инертность выражается в том, что если вы вводите какие-нибудь раздражители, вызывающие повышение мочеотделительной функции почки, то нормальная почка быстрее реагирует, денервированная — несколько позже; нормальная почка прекращает эту повышенную работу через короткий срок, денервированная — несколько позже, и во всем имеется некоторое отставание, свидетельствующее об инертности почечной ткани.

Вот все, что мы могли здесь обнаружить (я делал это с Н. И. Михельсон).

А. Г. Гинецинский занялся этим вопросом уже в возрастном аспекте и выяснил некоторые механизмы в деятельности почки, несколько отличные от тех, которые у нас установлены, а затем он натолкнулся на чрезвычайно интересный факт. Если вы перерезаете нервы у взрослого животного и сравниваете работу контрольной и денервированной почки, то как будто бы особенно больших отличий не наблюдается — чрезвычайно тонкие, детальные отличия. Но если вы перерезаете нервы на раннем этапе онтогенеза, то почка атрофируется, она уже не проделывает дальнейшего развития.

Тут опять чрезвычайно важно влияние нервной системы: она не только направляет, тормозит и регулирует работу иннервируемого органа, но и обеспечивает возможность дальнейшего развития.

Все это говорит о том исключительном значении нервной системы и ее регуляторного воздействия, с которым приходится считаться на каждом этапе развития животного, в процессе его развития и в конце концов в осуществлении всех тех деятельностей, которые характеризуют зрелый взрослый организм.

В следующий раз мы перейдем уже к вопросу о том, как устанавливаются взаимоотношения между различными отделами центральной нервной системы. Мы увидим, что определенные аналогии можно установить и в этом процессе.

ЛЕКЦИЯ ЧЕТВЕРТАЯ

Товарищи, в прошлый раз я привел вам несколько примеров мышечных органов, на которых отчетливо выступает значение различных иннервационных аппаратов, перестраивающих определенным образом функциональные свойства мышечной ткани и приспосабливающих их к новым условиям функционирования. В основном дело заключается в том, что в процессе развития мышечной ткани уже на ранних стадиях вступает в действие нервная система, причем различные представители нервной ткани, и один и тот же орган оказывается подчиненным до известной степени или подконтрольным различным влияниям нервной системы. Происходит определенная перестройка мышечной ткани, и в это же время идет и перестройка самих иннервационных аппаратов.

Сейчас, прежде чем перейти к вопросам межцентральных отношений в нервной системе, я должен вернуться к старому вопросу и сообщить несколько фактов, которые характеризуют роль различных отделов центральной нервной системы в регуляции функциональных свойств мышечной ткани. Это является необходимым, потому что эти фактические данные позволяют нам судить и о взаимоотношениях центров, и об относительной роли различных отделов центральной нервной системы. А это как раз такой вопрос, который вызывает больше всего волнений и дискуссионных тем, связанных вообще с оценкой роли центральной нервной системы.

Я вернусь к вопросу об изменении функциональных свойств мышечной ткани в онтогенезе. В одной из предыдущих лекций я успел вскользь сказать, что в онтогенезе удается наблюдать определенные стадии развития, в которых характеристика мышечной ткани сходна с характеристикой ее у различных представителей животного царства, функциональные свойства которых выработались в эволюционном процессе на протяжении многих сотен миллионов лет. Затем я продемонстрировал вам на ряде примеров, как в результате денервации, в результате перерезки нервных приборов происходят известные регрессивные изменения в мышечной ткани, которые показывают как бы обратный ход развития от конечных, от современных форм к более примитивным, более ранним.

В этом отношении я должен привлечь ваше внимание к работе одной из моих бывших сотрудниц, А. Т. Худорожевой. Худорожева на протяжении многих лет систематически занималась изучением хода развития нервно-мышечного прибора в онтогенезе. Бóльшая часть ее исследований касается нервно-мышечного прибора кролика, частично щенят, котят. Ей удалось провести свои исследования, с одной стороны, на мускулатуре языка (мышце, служившей предметом изучения так называемого тономоторного феномена), с другой стороны, на мышцах конечности, на икроножной мышце. Ее исследования касались поздних периодов эмбрионального и раннего периода постнатального развития этих животных. Ей удалось обнаружить следующие важные положения.

Выявилось, что в процессе развития можно уловить моменты, когда нервная система еще не оказывает заметного влияния на мышечную ткань, затем моменты, когда уже обнаруживается действие некоторых химических раздражителей, в частности ацетилхолина. Вслед за этим наступает стадия, когда нервы или начинают вызывать сокращения мышечной ткани той или иной формы, или изменяют ее отношение к химическим раздражителям. При этом Худорожевой удалось проследить роль всех

трех видов иннервационного аппарата, о которых мы уже говорили в предыдущих лекциях. На мускулатуре языка и на мускулатуре нижней конечности (на икроножной мышце) она имела возможность изучить влияние и моторного нерва, и чувствительных нервов, и симпатической иннервации.

Сначала, на самых ранних этапах развития, между будущими моторными нервами и будущими чувствительными нервами не обнаруживается большой разницы, но очень скоро эта разница начинает выступать и выражается главным образом в характере сокращений. Тонический характер носят эффекты от раздражения чувствительных нервов, а раздражение моторного нерва уже в ранних стадиях начинает обнаруживать возможность более быстрых сокращений. Оказывается, что уже на ранних стадиях наряду со сравнительно медленными тоническими сокращениями начинают выступать более быстрые сокращения, носящие характер быстрых вздрагиваний, и в известной стадии можно видеть на одном и том же мышечном пучке наличие того и другого типа сокращений — начальное быстрое сокращение, сопровождающееся тоническим «хвостом». То, что на мышцах лягушек установлено во взрослом состоянии, — наличие двух типов сокращений и двух типов волокон, отличающихся своими функциональными свойствами, тонических и нетонических мышц, — может быть выявлено и на млекопитающих животных в процессе онтогенетического развития.

В связи с этими вопросами я должен отвлечь несколько ваше внимание и напомнить о некоторых исследованиях, которые вышли из этой кафедры и принадлежат Н. Е. Введенскому. Большинство из вас, вероятно, помнит, что Н. Е. Введенский, изучая изменения функциональных свойств нерва под влиянием различных сильных раздражителей — сильного электрического тока, химических раздражителей разного характера, — пришел к заключению о том, что в нерве могут существовать две формы возбуждения: возбуждение распространяющееся и возбуждение стойкое, не распространяющееся.

Эти воззрения Н. Е. Введенского перенесены и на мышечную ткань, да и сам он указывал на возможность такого же двоякого процесса в мышечной ткани. Процесс распространяющийся совершается сравнительно быстро и с большей или меньшей скоростью передается с одного участка на другой; процесс стойкого, не распространяющегося возбуждения, наоборот, — процесс затяжной, и в мышечной ткани он получил название контрактуры. Эта контрактура может быть обнаружена при нанесении некоторых ядов на тот или иной участок мышечной ткани. Если такое стойкое возбуждение возникает только на определенном небольшом участке мышечных волокон, мы можем даже не видеть укорочения мышцы, но если захватываются более или менее значительные участки, тогда в результате наступает укорочение мышцы, носящее тонический характер.

Эти исследования проводились целым рядом авторов, в частности здесь в Ленинграде, из моих учеников — А. Г. Гинецинским и его сотрудниками, в университете — Е. К. Жуковым, исследования которого характеризуют различные формы мышечных сокращений в зависимости от того, преобладает ли местный, не распространяющийся характер возбуждения или распространяющееся возбуждение. В связи с этим в мышцах лягушки мы констатируем две формы или два рода мышечных волокон, из которых одни по преимуществу осуществляют тоническую деятельность, а другие — быстрые сокращения. Возникает вопрос: что представляют собой эти две формы? По-видимому, по данным А. Т. Худорожевой, можно думать,

что это различные стадии развития. Тонические волокна, вероятно, представляют собой более примитивную, еще не вполне развившуюся форму, тогда как нетонические мышцы, наоборот, являются примером дальнейшего продвижения по пути развития, следующим этапом, на котором мышца приобрела более совершенные свойства.

Что тут еще характерно? Опять нужно вернуться к исследованиям Н. Е. Введенского. Еще будучи молодым исследователем, Н. Е. Введенский написал замечательную работу, одно из самых замечательных, с моей точки зрения, произведений физиологической литературы, — докторскую диссертацию «О соотношении между раздражением и возбуждением при тетанусе». В этой работе Н. Е. Введенский показал, что мнение всех предшествующих физиологов об отсутствии рефрактерной фазы у скелетной мышцы в отличие от сердечной мышцы неверно. Н. Е. Введенский показал, что и в скелетной мышце имеется рефрактерная фаза. Он показал это в особой форме опыта, нанося на нервно-мышечный прибор раздражения различной частоты. В скелетной мышце рефрактерная фаза значительно короче, чем в сердечной мышце, почему и потребовались специальные приемы исследования, чтобы поймать это свойство мышечной ткани. Относительная длительность рефрактерной фазы в сердечной мышце является препятствием к тому, чтобы сердечная мышца обнаружила тетанус. Но как показал А. А. Вальтер, у сердечной мышцы тоже можно вызвать тетанус, если отравить ее мускарином. Мускарин сокращает рефрактерную фазу и несколько удлиняет процесс сокращения. При этих условиях сердечная мышца приближается по своим свойствам к скелетной мышце, и в результате этого может быть получено явление суперпозиции — явление нетонического сокращения.

В одной из последующих работ Н. Е. Введенский показал, что для цикла мышечных сокращений играет роль не только рефрактерная фаза, но и экзальтационная фаза, — в известный период возбуждения мышца показывает повышенную возбудимость. В процессе образования мышечного тетануса раздражители или попадают в экзальтационную фазу, и тогда создаются облегченные условия для вызова следующего возбуждения, или попадают на рефрактерную фазу, и тогда эффект или затруднен, или полностью отсутствует.

В зависимости от того, каковы функциональные свойства мышечных волокон, насколько быстро протекает весь цикл сокращений, можно говорить о различной лабильности или различной функциональной подвижности мышечных волокон. Это понятие, введенное Н. Е. Введенским, имеет очень большое значение для понимания существа тех явлений, которые разыгрываются в процессе развития и которые характеризуют взаимоотношения между нервной системой и мышечной тканью.

Н. Е. Введенский очень точно охарактеризовал это понятие: лабильность определяется количеством циклов, которые может проделать данная возбудимая ткань в единицу времени.

Вернемся теперь к вопросу о том, что может сделать нерв с мышцей на том или ином уровне развития. А. Т. Худорожева установила, что на ранних этапах эмбрионального развития симпатические волокна осуществляют адаптационное влияние. Оно, между прочим, выражается в том, что сокращения, первоначально длительные, под влиянием симпатических волокон укорачиваются. Если вы наносите раздражение, то гладкий тетанус превращается в зубчатый. Это свидетельствует о том, что лабильность в понимании Н. Е. Введенского оказалась измененной. Это есть настоящее

влияние на лабильность, на функциональную подвижность мышечных волокон.

А. Т. Худорожевой удалось показать, что между моторным нервом и чувствительным нервом существует определенная разница: один вызывает преимущественно тонические сокращения контрактурного характера, другой вызывает быстрые сокращения, но и те и другие могут быть доведены до крайней степени выраженности под влиянием симпатических волокон. Симпатикус может на известных стадиях онтогенеза усиливать тонические сокращения и может в это же время укорачивать быстрое вздрагивание, которое характерно для более поздней стадии развития.

На всем этом необходимо было остановиться, чтобы можно было перейти к роли разных отделов центральной нервной системы и прежде всего мозжечка.

На основе целого ряда исследований, которые были проведены мной и моими сотрудниками в отношении роли мозжечка в организме, было показано, что роль мозжечка значительно более разносторонняя, чем обычно было принято думать. Я не могу сказать, что мы впервые высказали какие-нибудь совершенно новые мысли. Уже в старой литературе существовали предположения, что наиболее бьющая в глаза роль мозжечка — регуляция двигательных актов, главным образом локомоторных актов — не является единственной его функцией. Были высказаны предположения, что мозжечок может оказывать влияние на вегетативные функции, на чувствительность различных рецепторных аппаратов, различных органов чувств. Но все эти предположения не были подтверждены и многими отрицались.

Нам удалось показать, что мозжечок, действительно, обладает очень разносторонним влиянием на различные органы и, в частности, что особенно для нас сейчас важно, мозжечок оказывает влияние на самое функционирование нервно-мышечных аппаратов. Было показано, что все те эффекты, которые вызываются симпатическими волокнами в поперечнополосатой мышце (феномен Гинецинского с повышением работоспособности утомленной мышцы, изменение порогов возбудимости и т. д.), могут быть вызваны и раздражением мозжечка.

А. Т. Худорожевой на поздних стадиях эмбриогенеза и на ранних стадиях постнатального развития удалось показать, что мозжечок уже очень рано начинает вмешиваться в процесс формирования нервно-мышечного прибора и в те изменения функциональных свойств, о которых мы с вами до сих пор говорили. Раздражением мозжечка можно гладкий тетанус еще не вполне развившейся мышцы превращать в зубчатый тетанус. Можно вызвать значительное удлинение тонических сокращений в той стадии, когда тонические сокращения еще превалируют. Мало того, ей удалось обнаружить еще одно очень важное обстоятельство.

Когда мы установили общими силами, что мозжечок воспроизводит те же эффекты, что и симпатическая нервная система, в частности в отношении нервно-мышечного прибора, встал вопрос о том, каким именно образом мозжечок это осуществляет. Мозжечок — центральный орган, а симпатическая нервная система — это система волокон, которые соединяют центральную нервную систему с периферическим прибором, — эффекторный аппарат. У млекопитающих животных эффекты влияния мозжечка на поперечнополосатые мышцы исчезают, если иссечены соответствующие симпатические пути. Но иначе оказалось у птиц. Моя сотрудница А. М. Зимкина показала в свое время, что у птиц очень резко выступает значение мозжечка как регулятора функциональных свойств поперечно-

полосатых мышц, но если у птиц удалить симпатическую нервную систему, разобщить мозжечок от мышц в смысле симпатической связи, то эффекты мозжечка остаются. При полном выключении не только симпатической, но всех вообще связей мышц с центральной нервной системой мозжечок может изменять функциональные свойства мышц. Значит, здесь можно говорить о каком-то влиянии через кровяной ток, о гуморальном влиянии. Каким образом осуществляется гуморальное влияние — этот вопрос остался неразрешенным до настоящего времени.

Нами было высказано несколько возможных объяснений. Одно объяснение, что мозжечок влияет на органы головы, на находящиеся здесь эндокринные железы, а гормоны этих желез влияют уже на мышцы. Такое предположение является законным в отношении щитовидной железы и в особенности в отношении мозгового придатка. Вторая возможность — не продуцирует ли сам мозжечок при своем функционировании и при его искусственном раздражении каких-нибудь гормональных материалов или каких-нибудь метаболитов, которые через кровь поступают к мышце и вызывают там те или иные изменения. Наконец, могло быть так, что мозжечок своими продуктами вызывает раздражение каких-то эндокринных приборов, которые в свою очередь влияют на мышцы.

Для каждого из этих объяснений у нас имеется достаточно оснований, каждое из них является вполне законным предположением, нужно только выяснить, какое же из них играет бо́льшую роль. В данный момент для нас важно то, что у птиц (это совершенно отчетливо показано) мозжечок может влиять на периферический нервно-мышечный прибор, изменяя его функциональные свойства не только через посредство нервных волокон, но и гуморальным путем.

Что же удалось показать А. Т. Худорожевой относительно роли мозжечка в онтогенезе? Оказалось, что и у млекопитающих в онтогенезе на поздних стадиях эмбрионального развития и в первые дни после рождения мозжечок может оказывать свое влияние в условиях нервного разобщения, т. е. гормональным путем, и лишь в дальнейшем этот гормональный путь оказывается угнетенным и регуляция осуществляется исключительно через посредство периферической нервной системы.

Это обстоятельство в высшей степени важно с точки зрения эволюционной физиологии. Мы видим наличие каких-то механизмов, вначале общих, которые потом, в процессе развития, приобретают различное значение: у птиц сохраняются оба механизма влияния мозжечка, а у млекопитающих один механизм сходит со сцены, угнетается, а другой механизм становится доминирующим и даже единственным в процессе функционирования уже зрелого организма.

Вы видите здесь, как сочетание сравнительно-физиологического и эмбриологического или онтогенетического метода изучения в сопоставлении с явлениями, получающимися при перерезках нервных приборов, в совокупности взятое, дает нам возможность понять ход эволюционного процесса, по крайней мере на каких-то определенных участках.

В связи с этим встает один принципиальный вопрос, который вызывает очень много дебатов и иногда неправильное понимание друг друга. Вопрос этот — обратим ли эволюционный процесс?

Если поставить его так, в общей форме, то могут понять его, например, как вопрос — можно ли от человека пойти обратно и получить какую-нибудь лягушку. Но, конечно, не об этом идет речь. Мы знаем, что очень многое в эволюционном процессе решается окончательно, раз и навсегда, очень многие органы и очень многие ткани организма редуцируются окон-

чательно и бесповоротно и если потом возникает необходимость восстановления прежних функциональных отношений, то развиваются какие-то новые приборы, новые органы.

В частности, в отношении нервной системы мы имеем очень важные указания от наших соотечественников — проф. Н. И. Филимонова, работающего в Москве, и, ныне покойного, проф. Л. Я. Пинеса, работавшего здесь, в Ленинграде. У млекопитающих, у высокоразвитых позвоночных животных, можно обнаружить на каких-то определенных этапах эмбрионального развития скопления нервных элементов, ядер внутри центральной нервной системы, которые существуют только несколько дней или несколько недель, а затем подвергаются отмиранию и фагоцитарная деятельность ведет к тому, что эти элементы рассасываются окончательно.

Можно ли здесь говорить об обратимости эволюционного процесса? Что же, эти ликвидировавшиеся, распавшиеся и съеденные фагоцитами нервные элементы снова воскреснут? Конечно, нет. Следовательно, в эволюционном процессе наблюдается картина полной, окончательной ликвидации определенных органов, вплоть до специальных образований внутри центральной нервной системы.

Но, помимо этого, на каких-то отрезках времени могла происходить не ликвидация того или иного свойства или той или иной части, а временное изменение функции. Не позволить какому-то прибору функционировать — не значит его уничтожить. В известных условиях он может выявиться.

Нужно или не нужно называть это обратимостью эволюционного процесса — это неважно, можно отказаться от этого термина. Но на известных отрезках времени могут происходить какие-то функциональные изменения, которые внешне выражаются в том, что та или иная функция является подавленной, она угнетена, но не ликвидирована и при определенных условиях может быть выявлена. К числу таких условий относится разобщение периферического прибора с центральной нервной системой и внутри центральной нервной системы — одного отдела с другим. В норме один отдел подавляет функцию другого, но если этот второй отдел освободился от влияния первого, то он снова начинает выявлять свои старые функциональные особенности.

Тут приходится остановить ваше внимание на одном важном обстоятельстве. Всем вам хорошо известно, что большинство животных организмов характеризуется способностью образовывать временные связи, условные связи.

За счет какого отдела центральной нервной системы образуются эти временные связи, условные рефлексы?

И. П. Павлов совершенно правильно утверждал, что у млекопитающих животных, в частности у собаки, временные связи, условные рефлексы могут образоваться только за счет коры больших полушарий головного мозга. Но когда мы обращаемся к литературе, мы наталкиваемся иногда на как будто бы противоречащие этому взгляды. В частности, немецкий физиолог Эдингер утверждал, что вовсе необязательна кора больших полушарий головного мозга для образования условных связей. Он ссылался на то, что у рыб можно образовать условный рефлекс: они приплывают к тому месту, где их кормят, под влияним звукового раздражителя — звонка. Что же говорить о роли больших полушарий у рыб, когда практически там никаких больших полушарий не существует.

Следовательно, надо внести поправку, что там, где большие полушария приобрели доминирующую роль в центральной нервной системе, весь ме-

ханизм образования условных рефлексов связан именно с этим отделом центральной нервной системы.

Но нервная система несет в себе все зачатки, из которых потом образовались большие полушария. Следовательно, те функциональные свойства, которые в хорошо развитой, вполне сформировавшейся центральной нервной системе высокоорганизованных животных дифференцированы и определенным образом распределены, в примитивной нервной системе должны сосредоточиваться в том материале, который имеется у нее налицо. Один из наших советских физиологов, ранее тоже работавший в моей системе, А. И. Карамян, установил следующий факт. Оказалось, что у рыб, действительно, условные рефлексы образуются при посредстве мозжечка. Мозжечок у рыб уже хорошо сформирован и представляет собой значительный отдел центральной нервной системы, является тем аппаратом, который ведет к осуществлению временных связей, к выработке условных рефлексов. Удаление мозжечка у рыб ведет к выключению условнорефлекторной деятельности, так же как у млекопитающих выключается условнорефлекторная деятельность, если удалены большие полушария.

Это факт чрезвычайной важности. Он важен в том отношении, что показывает, как в эволюционном процессе происходит постепенное дифференцирование функций. Возьмем такое примитивное существо, как ланцетник: у него головного мозга нет, а способен ли он вырабатывать временные связи? Мы не знаем наверное, но вероятно способен. Как раз Карамян и собирался провести такое исследование, может быть, теперь он и произвел его. Но в его план входило выяснение возможности образования временных связей там, где головной мозг еще не дифференцировался. Но там, где образовался мозжечок, эту функцию он принимает на себя.

В дальнейшем, в эволюционном процессе мозжечок сходит почти на нет, он сильно редуцируется у амфибий, с тем чтобы затем снова приобрести пышное развитие у более высокоорганизованных животных, которое идет параллельно с развитием больших полушарий, и между ними устанавливаются какие-то взаимоотношения. Мы знаем, что чем больше развиты большие полушария, тем больше развит мозжечок. Но мы хорошо знаем, что у высших животных экстирпация мозжечка нисколько не нарушает способности вырабатывать условные рефлексы и сохранять ранее образованные условные рефлексы. Все это свидетельствует о том, что тут роль мозжечка в этом отношении сведена на нет.

Из этого возникает новый вопрос: вправе ли мы говорить, что мозжечок выше или ниже больших полушарий? Там, где больших полушарий нет, он выше всего, он — главный командир. Но там, где есть большие полушария, он им передал значительную часть функций. И в дальнейшем нам предстоит заняться разрешением вопроса, как в процессе и онтогенетического развития, и в филогенезе изменяются взаимоотношения между различными отделами центральной нервной системы.

Разрешите теперь перейти к выяснению некоторых вопросов, связанных с понятием «условные рефлексы» и с значением их как в жизни организма, так и для нас, с точки зрения изучения жизни организма.

Как вы знаете, И. П. Павлов характеризовал условнорефлекторную деятельность как наивысшую форму приспособления организмов к внешней среде. Он подчеркивал, что каждый животный организм характеризуется огромной массой врожденных, наследственно фиксированных рефлексов, более или менее связанных друг с другом, которые направлены на то, чтобы защитить организм от влияний внешней среды и обеспечить ему существование. Наивысшую же форму приспособления, как подчерки-

вал он, представляют собой условные рефлексы, возникающие в индивидуальной жизни каждого организма при условии совпадения во времени каких-либо индифферентных раздражителей с раздражителями, вызывающими тот или иной врожденный рефлекс.

Как механизм, обеспечивающий возникновение условных связей, Павлов принял временную связь, образование временной связи. Мы часто путаем (правда, в практике лабораторной жизни удобно употреблять эти два выражения как синонимы) условный рефлекс и временную связь, но если вникнуть в существо дела, конечно, нужно представлять себе, что это разные вещи. Условный рефлекс — это определенная деятельность, возникшая под влиянием такого раздражителя, который сначала не вызывал рефлекса, а стал вызывать рефлекс потому, что совпадал во времени с каким-нибудь раздражителем, вызывающим врожденный рефлекс. Временная связь — это тот механизм, который обеспечивает возможность возникновения условного рефлекса, установления функциональной связи между двумя очагами центральной нервной системы, пришедшими в состояние возбуждения одновременно или на коротком отрезке времени друг за другом.

Отделимы ли эти понятия друг от друга? Неотделимы. Если мы говорим, что в эти слова вкладывается разное содержание, это не значит, что условный рефлекс может существовать без механизма временной связи и что временная связь может привести к чему-то другому, чем возникновение перехода возбуждения с одного очага на другой. Но обязательно ли временная связь должна вылиться в форму рефлекса? Нет, необязательно. Могут быть одновременно возбуждены два чувствительных очага, и временная связь выразится в том, что возбуждение одного чувствительного очага поведет к возбуждению другого чувствительного очага. Если при этом возбужденный очаг никакой внешней деятельности не проявляет, мы можем эту связь не видеть, как будто бы никакой временной связи нет. А она существует.

У людей, у самих себя мы можем это констатировать. Например, какая-нибудь мелодия, услышанная нами в то время, как мы проезжали мимо какого-то дома, потом, будучи нами вновь услышана, вызовет у нас воспоминание об этом доме, а проезжая мимо этого дома, мы вспомним, услышим внутренне мелодию и можем даже запеть. Вот если я запою — это будет рефлекторный акт. Если я не запел — рефлекторного акта нет, а временная связь есть. Эта временная связь не повела к рефлексу в данном случае, потому что деятельность затормозилась. Значит, отсутствие внешнего эффекта надо дифференцировать на случай, когда вообще не было никакого повода для внешней деятельности, и случай, когда был повод для внешней деятельности, но он был подавлен другим процессом — процессом торможения.

Чрезвычайно существенно, что И. П. Павлов объяснил и механизм временной связи. Он объяснил не только механизм возникновения условного рефлекса как механизм временной связи, т. е. установление взаимосвязи между двумя очагами, приходящими несколько раз в одновременное возбуждение, но он дальше объяснил и механизм временности. Почему он назвал это временной связью? Потому, что в дело вмешивается процесс торможения. Бесконечное образование новых связей могло бы привести к хаосу деятельности центральной нервной системы и деятельности организма; если бы каждая временная связь еще сопровождалась внешней работой, то житья бы не было. Иван Петрович и показал, что целый ряд тормозных процессов вырабатывается опять по тому же принципу временной

связи и за счет определенных форм торможения резко ограничиваются внешние проявления тех временных связей, которые возникают в центральной нервной системе. Мы имеем дело только с какими-то отобранными, выделенными условными рефлексами, которые имеют жизненное значение и сохраняются иногда на долгие годы, а бо́льшая часть возникает и тормозится, возникает и тормозится. Мало ли сколько было в жизни каждого из нас совпадений тех или иных оптических раздражителей со слуховыми, слуховых с кожными и т. д.; если бы все они превращались в условные рефлексы и эти условные рефлексы осуществлялись бы, то получился бы полный хаос.

Уже в этих словах «механизм временной связи» заключается, можно сказать, все существо учения об условных рефлексах. Это есть механизм, при помощи которого вырабатываются новые условные рефлексы, новые ответные деятельности организма на внешние раздражения, рефлексы не существовавшие раньше, не унаследованные, а составляющие продукт индивидуальной деятельности нервной системы, и вместе с тем они — временные. Они возникают и исчезают, они существуют только какой-то отрезок времени, на основе тех тормозных процессов, которые развиваются в нервной системе.

Второе важное обстоятельство, на которое нам нужно обратить внимание: что же происходит с условными и безусловными рефлексами, когда они сталкиваются друг с другом? Существенно важное заключается тут прежде всего в том, что И. П. Павлов приписал раздражителям, которые вызывают условные рефлексы, сигнальное значение. Речь идет о том, что какой-нибудь сначала индифферентный, невинный раздражитель приобретает значение сигнала тех раздражений, которые вызывают врожденный рефлекс. Это сигнальное значение, однако, ведет не только к тому, что под влиянием условного раздражителя возникает та же деятельность, которая вызывалась в виде врожденного рефлекса другим раздражителем. Тут внутри центральной нервной системы разыгрываются чрезвычайно сложные взаимоотношения. Существование механизма временной связи означает возможность установления не только положительной связи, но и определенных процессов торможения, ведущих к ограничению, к концентрации определенных эффектов. Всякий условный раздражитель, вызывая возбуждение в одном отделе, в это же время вызывает торможение в другом. Только благодаря определенному соотношению возбудительного и тормозного процессов внутри отдельных частей центральной нервной системы возможна та утонченная и высокоразвитая приспособительная деятельность, которую мы наблюдаем у большинства существующих ныне животных. Если бы такой согласованности, такого уточнения деятельности не существовало, то, вероятно, многие организмы прекратили бы свое существование. Очень может быть, что те линии развития, которые ликвидировались в эволюционном процессе, ликвидировались потому, что эти приспособительные соотношения были недостаточно хорошо развиты.

Но это не значит, что весь эволюционный процесс этим объясняется. Отнюдь нет. Конечно, был целый ряд других моментов, но этот момент тоже сыграл свою роль.

Зачем я обо всем этом заговорил? И. П. Павлов с огромной армией своих сотрудников очень тщательно и подробно развил учение об условных рефлексах. Он выяснил все те условия, при которых легко образуются временные связи и новые условные рефлексы. Он выяснил все те условия, которые препятствуют образованию временных связей, выяснил механизмы, при помощи которых происходит разграничение активных рефлексов от за-

торможенных рефлексов, сохраняющихся рефлексов от упрятываемых рефлексов, складывающихся в какой-то запас, какой-то склад. И Иван Петрович подчеркивает, что условный рефлекс, когда-то выработавшийся и в течение большого промежутка времени не существующий, может при определенных обстоятельствах снова выявиться. Ни одна временная связь, возникшая в нашей нервной системе, не исчезает совсем. Речь идет не о разрушении временной связи, а о затормаживании ее, об угнетении со стороны других отделов центральной нервной системы или за счет того, что сам процесс возбуждения переходит в тормозной процесс.

И вот что особенно важно. Иван Петрович, изучая условные рефлексы вскрыл те механизмы и те взаимоотношения между процессами возбуждения и торможения внутри центральной нервной системы, которые обеспечивают наличную картину высокоорганизованной деятельности животных организмов и человека. Как он сам подчеркивал, значение его исследований заключается, между прочим, в том, что он изучал рефлекторные акты, вновь создаваемые, вновь возникающие, значит, он прослеживал рефлекторный акт в процессе его становления, его возникновения и развития. Этому он придавал очень большое значение.

Из этого приходится сделать вывод (и этот вывод был сделан), что, изучая условнорефлекторную деятельность, изучая условия, при которых возникают условные рефлексы, изучая те механизмы, которые обеспечивают возникновение временной связи и ее уточнение, ограничение, изучая все эти взаимоотношения между условным возбуждением и наслаивающимися на него различными формами выработанного торможения, как выражался И. П. Павлов, мы вскрываем механизм возникновения рефлексов вообще. Эта мысль и была формулирована нами так, что учение об условных рефлексах представляет собой учение о становлении рефлекторной деятельности вообще, что оно представляет собой ключ к пониманию возникновения и становления рефлекторной деятельности в эволюционном процессе. Это один из ключей для понимания эволюционного процесса.

Нам с вами нужно выяснить, что из учения об условных рефлексах должно быть взято как наиболее существенное и как на основании соотношений, которые были установлены И. П. Павловым, можно понять, каким образом путь эволюции на протяжении тысяч и миллионов лет приводит нервную систему от самых примитивных форм функционирования к тем высшим формам, которыми обладают современные нам высшие представители животного царства и в особенности человеческая нервная система.

Тут приходится считаться с очень важным обстоятельством — с тем, что под влиянием условных рефлексов не только происходит простое повторение тех актов, которые являлись врожденными, но устанавливаются определенные отношения между вновь приобретаемой деятельностью и старыми формами деятельности. Каждая надстройка новых рефлекторных актов связана с известной переделкой того, что было дано от природы в виде врожденных рефлексов, и все эти перестройки эволюционным процессом опять-таки фиксируются. И мы должны иметь дело с какими-то переходными этапами, которые характеризуют собой эти взаимоотношения между высшими, поздними, индивидуальными формами деятельности и той базой, на которой эти деятельности возникают.

Многим (но, конечно, только наивным людям) кажется так, что раз существует условнорефлекторная деятельность, значит, она должна попросту упразднить все врожденное. Если бы это было так, мы бы лишились базы, на которой могут возникать новые условные рефлексы. Иван Петрович и подчеркивал огромное значение понимания и изучения всей той совокуп-

ности врожденных рефлексов, которая может служить основой или базой для выработки временных связей и для выработки новых рефлекторных актов по механизму временной связи.

Этот вопрос стоит, конечно, в связи и с определенными морфологическими представлениями. И. П. Павлов недаром подчеркивал как один из важнейших принципов в изучении функций центральной нервной системы принцип структурности, т. е. существование определенной зависимости между структурой и функцией.

Пример, который я привел в первой половине сегодняшней лекции, относительно места возникновения временных связей, хорошо это подчеркивает. Пока структура центральной нервной системы такова, что нет больших полушарий, а есть спинной, продолговатый мозг, мозжечок — огромный, хорошо развитый, все функции выработки новых взаимоотношений с внешней средой, новых сигнальных форм поведения осуществляются за счет этих отделов. Потом происходят известные структурные изменения. Эти структурные изменения, вероятно, до известной степени обусловлены, с одной стороны, внешними раздражителями, с другой стороны, теми эффектами, которые вызвали эти внешние раздражители в центральной нервной системе. Но в конце концов все приводит к тому, что возникают новые отделы, выделяются новые отделы, достигают значительной степени развития полушария головного мозга и в связи с этим происходит новое распределение функций. Одни органы теряют свое функциональное значение, другие приобретают.

Но то, что какой-нибудь мозжечок потерял функцию образования временной связи, не означает, что он вообще потерял свое значение — он снова приобретает какие-то другие из тех примитивных свойств, которые ему были присущи раньше, он сохранил и, может быть, усилил другую сторону деятельности, и задачу эволюционной физиологии, как раз и составляет вскрытие тех соотношений, которые существуют на различных этапах развития между функциями отдельных частей центральной нервной системы.

Подходя к изучению проблемы с этой точки зрения, мы должны попытаться охарактеризовать основные свойства нервной системы вообще.

Тут опять приходится возвратиться, с одной стороны, к примитивным формам, к низшим формам организмов, с другой стороны, к наиболее простым отделам нервной системы высших форм, к участкам нервной системы, которые являются наиболее доступными нашему изучению.

Здесь встает вопрос очень важный, принципиальный вопрос: как изучать функции нервной системы? Я помню, когда я учился физиологии 55 лет тому назад, здесь, в Петербурге, мы, студенты Военно-медицинской академии, имели контакт со студентами университета, эти студенты говорили: «Вы счастливые в Военно-медицинской академии, вам читают всю физиологию, а у нас только одна нервно-мышечная физиология». А там говорили: «Нам читают все так поверхностно, а у вас в университете все детально изучается, хоть и на нервно-мышечной». Были и такие разговоры: «Вы нервно-мышечники, вы представители „проволочной физиологии“, где проволок наверчено столько, что самого объекта даже не найдешь».

Очень много было таких разговоров среди студентов, а иногда даже и среди преподавателей. Но тут возникает вопрос: а что, такая «проволочная физиология», при которой в огромной массе проволоки, электроприборов находится крошечный участок лягушиного нерва, дает она нам что-нибудь или не дает? Дает очень много. Я уже несколько раз указывал на значение тех исследований, которые проводил Н. Е. Введенский, на ту огром-

ную роль, какую сыграли эти исследования для понимания механизмов явлений, разыгрывающихся в целом организме высокоразвитого животного. Я подчеркнул также, какое большое значение придавал этим данным общей нервно-мышечной физиологии И. П. Павлов.

Я напомню вам только некоторые факты из общей нервно-мышечной физиологии, которые имеют очень большое значение для наших представлений о функционировании центральной нервной системы.

Давно был известен так называемый пфлюгеровский закон — закон, говорящий о том, как реагирует нервно-мышечный прибор на включение или выключение постоянного тока, как меняются эффекты в зависимости от того, в восходящем или нисходящем направлении подается постоянный ток. Факты эти, установленные Пфлюгером в 40-х годах прошлого столетия, Н. Е. Введенский изучал под особым углом зрения.

Еще до Н. Е. Введенского был установлен факт электротонического влияния (так называемый физиологический электротон), т. е. изменения возбудимости нервных волокон на том участке, где приложены катод или анод постоянного тока. Было известно, что на аноде наступает угнетение возбудимости, а на катоде, наоборот, повышение возбудимости и даже может возникнуть процесс возбуждения. Эти факты были известны и стереотипно повторялись изо дня в день и демонстрировались на всех курсах нервно-мышечной физиологии. Этим дело и ограничивалось.

Но под руководством Н. Е. Введенского в этой лаборатории была выполнена работа одним из его талантливых сотрудников, Н. Я. Пэрна. Пэрна занялся систематическим анализом того, что происходит в нерве в области приложения того или иного полюса постоянного тока при развитии этого процесса.

Ему удалось показать, что если на протяжении определенного времени следить за состоянием возбудимости того участка, где действует катод, то можно видеть, что после большой вспышки возбудимость постепенно начинает снижаться и в конце концов развивается так называемая катодическая депрессия, процесс переходит в свою противоположность.

Это обстоятельство в высшей степени важно, и я считаю необходимым подчеркнуть, что в этом нервно-мышечном приборе на примере катодической депрессии Н. Е. Введенский и его сотрудник Н. Я. Пэрна вскрыли очень важный механизм, действующий в центральной нервной системе — процесс, который получил название последовательной индукции, последовательного перехода одного состояния в другое. Под названием индукции аналогичный процесс был потом вскрыт в зрительном приборе и в спинном мозгу в других лабораториях. В зрительном приборе он был вскрыт Герингом, в спинном мозгу — Шеррингтоном, в коре головного мозга не только вскрыт, но и подвергнут детальнейшему анализу И. П. Павловым. Но особенно интересно, что этот процесс может быть обнаружен на элементарной структуре — на стволике периферических нервов лягушки.

Значит, это не есть процесс, характеризующий только центральную нервную систему, — это есть процесс, характеризующий нервное вещество вообще.

Как вы дальше увидите, этот процесс перехода одного состояния в диаметрально противоположное имеет огромное значение для тех процессов, которые составляют наивысшую форму приспособления организма к внешней среде.

Второе важное обстоятельство опять-таки вскрыто на элементарном нервном веществе тем же Н. Е. Введенским. Исходя из пфлюгеровского положения об анэлектротоне и катэлектротоне, Н. Е. Введенский расши-

рил свои исследования в другом направлении. Н. Я. Пэрна под руководством Н. Е. Введенского занялся изучением временных отношений (как в процессе длительного действия изменяется катэлектротоническая возбудимость), а Н. Е. Введенский изучал проблему в «пространственном» отношении. Он занялся изучением не только того участка, который лежит непосредственно под анодом или под катодом, а продвинулся дальше, постепенно, шаг за шагом отходил от этого участка и показал, что в то время как в одном участке развивается катодическое повышение возбудимости, на некотором расстоянии наступает противоположный процесс падения возбудимости, а если от анода идти в сторону, то можно констатировать рядом с анодическим понижением возбудимости, на соседних участках повышение возбудимости.

Эти явления, в высшей степени важные Н. Е. Введенский назвал periэлектротоническими явлениями. Явления periэлектротона открыты сравнительно не так давно, уже на наших глазах, в этом столетии. Они имеют огромное значение, потому что, когда мы перейдем к центральной нервной системе, там мы опять столкнемся с явлениями индукции, только индукции не последовательной, а одновременной, не сукцессивной, а симультанной. Она выражается в том, что возбуждение какого-нибудь одного очага создает вокруг себя поле торможения. Наличие тормозного очага создает вокруг себя поле повышенной возбудимости или даже поле возбуждения.

Все эти явления в центральной нервной системе были обнаружены разными авторами, в коре большого мозга обнаружены И. П. Павловым. Но чрезвычайно важно, что самый механизм был вскрыт Н. Е. Введенским на таком примитивном объекте, как периферический нерв лягушки. Значит, независимо от того, существуют ли здесь нервные клетки, существуют ли синапсы, существуют ли еще какие-нибудь отношения, в самом однородном нервном волокне уже можно констатировать это взаимодействие отдельных участков между собой и взаимодействие процессов во времени, переход во времени возбуждения в торможение, переход во времени торможения в возбуждение, распространенное влияние, отдаленное влияние в виде создания тормозного поля вокруг очага возбуждения и возбужденного поля вокруг очага торможения.

Я говорю об этом потому, что нам сейчас приходится слышать очень много высказываний относительно того, как должен работать физиолог. У некоторых существует такое мнение, что пора покончить с изучением изолированных органов, пора покончить с аналитической физиологией, которая занимается изучением отдельных органов вне зависимости их друг от друга. Это правильно в том отношении, что нельзя ограничиваться этой аналитической физиологией, нельзя ограничиваться только тем, чтобы заниматься изучением функций какого-то изолированного органа, без учета его взаимоотношений с другими органами. Но понимание всего того, что происходит в большом целостном организме, понимание, которое столь характерно для И. П. Павлова, находит себе определенную поддержку, определенное развитие и даже во многих случаях разъяснение, если одновременно с изучением в хронических условиях происходит изучение отдельных функций, отдельных органов, изолированных друг от друга.

Сейчас я позволю себе закончить сегодняшнюю лекцию указанием на одно важное обстоятельство. Я рассказал вам о тономоторном феномене, о том, что моторно-денервированная мышца впадает в особое состояние. Я характеризовал это как возврат к примитивным первичным свойствам, — повышение реактивности в отношении химических раздражителей, и целый ряд фактов показывает, что это так.

Но мы задались вопросом, нельзя ли рефлекторно получить тономоторный феномен? N. lingualis цел, а мы перережем lingualis и попробуем раздражать чувствительные нервы. Получится эффект или нет? Мы очень много бились и долго не могли получить эффекта, и вот почему. Оказывается, что когда мы раздражаем электрическим током чувствительный нерв или даже какую-нибудь рецептивную поверхность адекватным раздражителем, то он вызывает тысячу различных эффектов в целом организме, и при этом начинают рефлекторно отвечать все эндокринные железы. Каждая эндокринная железа выбрасывает что-нибудь в ток крови, причем одна раньше, другая позже, поэтому выделившиеся гормоны между собой взаимодействуют.

В нашей попытке осуществления рефлекторного ответа денервированной мышцы в виде рефлекторного тономоторного эффекта огромную мешающую роль сыграл мозговой придаток.

Занимаясь этим вопросом, мы пришли к необходимости исследовать, как сказываются на тономоторном феномене различные гормоны, в частности гормоны задней доли мозгового придатка. Оказывается, они вызывают очень интересный эффект. В этом тономоторном феномене начинает резко выступать разница между теми двумя формами сокращения, о которых я вам сегодня докладывал, — быстрое начальное сокращение и затяжной «хвост». Затяжной «хвост» есть характерное явление для тономоторного феномена, но в скрытой форме там имеется и быстрое сокращение, и гормоны мозгового придатка ведут к тому, что начинает доминировать быстрый эффект, а тонический эффект прячется. Вот и обнаружьте при этих условиях тономоторный рефлекторный феномен! Надо удалить гипофиз, тогда это можно получить.

И действительно, этот эффект уже не в моей, а в другой лаборатории был получен молодым физиологом М. Г. Дурмишьяном.

ЛЕКЦИЯ ПЯТАЯ

Товарищи, разрешите снова остановиться на некоторых вопросах, которых мы коснулись в прошлой лекции. Если вы помните, одним из важных вопросов был вопрос о том, как в эволюционном процессе, по мере развития нервной системы, особенно развития большого мозга, переднего мозга, до известной степени изменяются функции различных отделов центральной нервной системы. В частности, мы в прошлый раз говорили о роли мозжечка в осуществлении различных деятельностей организма и специально коснулись вопроса о том, какую роль на известном этапе эволюционного развития играет мозжечок.

Тут встает один очень серьезный вопрос, требующий своего разрешения. Работой А. И. Карамяна показано, что у низших представителей позвоночных, именно у рыб, образование временных связей отсутствует, если удален мозжечок, что при экстирпации мозжечка не вырабатываются временные связи. Этот вопрос требует своего специального разрешения, потому что, как вы знаете, общепринято такое положение, что условные рефлексы образуются благодаря замыкательной функции больших полушарий, переднего мозга.

Истолкование этого факта может быть двоякое. Совершенно естественно предположение, что на раннем этапе эволюционного развития, когда, по существу, еще нет переднего мозга больших полушарий, функции их выполняются какими-то нижележащими отделами и что эти отделы несут в себе еще все те потенции, которые впоследствии, при продвижении по

эволюционной лестнице, могут быть перемещены, перенесены в более молодые, более передние отделы центральной нервной системы. Но где именно происходит на уровне рыб замыкание новых связей, образование новых рефлекторных актов? Тут можно толковать дело двояко. Можно думать, что именно сам мозжечок является замыкательным органом и несет на себе ту функцию, которая потом переходит в передний мозг. Можно себе представить и иной механизм. Мозжечок, который у всех представителей животного царства обнаруживает адаптационно-трофическую функцию в том понимании, как мы здесь с вами ее рассмотрели, и на уровне рыб имеет эту функцию. В этом случае удаление мозжечка, нарушая основные функциональные свойства остальных отделов центральной нервной системы, создает такое понижение их функциональной способности, что они оказываются не в состоянии выполнять свою основную функцию образования новых связей — замыкательную функцию, по крайней мере на тех отрезках времени, которые проходят после операции.

Я затрудняюсь сейчас сказать, который из этих механизмов является действительно правильным. Но все равно, припишем ли мы эту замыкательную функцию мозжечку или стволовой части головного мозга, во всяком случае остается налицо тот факт, что выполняют эту замыкательную функцию те отделы мозга, которые имеются у рыб и которые являются для них наиболее высокими отделами. Она не может осуществляться более высокими отделами переднего мозга, потому что его просто еще нет.

Значит, должен быть разрешен (а, может быть, он уже разрешен самим А. И. Карамяном) вопрос о том, осуществляет ли замыкательную функцию средний мозг, а мозжечок является только адаптационно-трофическим аппаратом, или сам мозжечок выполняет эту замыкательную функцию. Но тот факт, что мозжечок на этом уровне уже выполняет адаптационно-трофическую функцию и сохранит ее на долгое время в будущем и что в процессе эмбрионального развития высокоорганизованных позвоночных, млекопитающих, мозжечок выполняет эту адаптационно-трофическую функцию и оказывает свое влияние на деятельность всех остальных отделов центральной нервной системы, остается совершенно бесспорным.

Я напомню, что такие указания были в работе А. Т. Худорожевой и в работе Н. А. Галицкой, которая испытывала влияние мозжечка на способность нервно-мышечного прибора реагировать на введенный в кровь или вообще нанесенный на мышцу ацетилхолин. Затем я в прошлый раз обратил ваше внимание на данные А. М. Зимкиной, которые свидетельствуют о том, что на ранних этапах эволюционного развития как в филогенезе, так и в онтогенезе мозжечок оказывает свое влияние на функции других отделов центральной нервной системы и на функцию нервно-мышечного прибора двумя путями, именно, с одной стороны, через вегетативную, в частности симпатическую, нервную систему, а с другой стороны, гуморальным путем, каким-то образом заставляя возникать в кровяном русле определенные раздражители, которые действуют адреналиноподобно на периферические аппараты, периферические органы. Может быть, впоследствии удастся обнаружить и такие этапы онтогенетического развития и в филогенетическом разрезе обнаружить такие явления, когда единственный способ действия мозжечка или соответствующего ему органа на периферические приборы будет химический, гуморальный, а осуществление через вегетативную нервную систему уже явится более поздним этапом.

В прошлый раз я очень коротко остановился на том, какие предположения могут быть сделаны относительно того, как возникают эти гуморальные влияния мозжечка.

Мы знаем, что в процессе эволюционного совершенствования организмов происходит определенная смена значения химических агентов. Каждая ткань, каждая клетка обладает определенным обменом веществ, в каждой ткани, в каждом органе образуются в конце концов те или иные продукты метаболизма. Эти метаболиты циркулируют в крови. Они могут быть индифферентными для многих тканей, а могут и вызывать те или иные эффекты. Отсюда возникло понятие гормона (гормон-возбудитель).

Вы знаете, что целый ряд органов в организме претерпевает такие изменения, что единственной их функцией является выработка каких-то продуктов, которые рассматриваются нами как гормоны. Такие изменения, в частности, произошли с элементами симпатической нервной системы. Мозговое вещество надпочечника представляет собой орган, образовавшийся из ганглия симпатической нервной системы, в котором нервные клетки потеряли свои отростки, претерпели известные изменения и превратились в орган внутренней секреции, выделяющий адреналин. Аналогичные вещества могут вырабатываться и в других отделах организма, может быть и в других участках центральной нервной системы. Тут я должен сослаться на одну работу, сделанную у нас А. М. Зимкиной. Зимкина брала различные отделы центральной нервной системы, головного мозга, переднего мозга и мозжечка, приготовляла из них экстракты, эмульсии и впрыскивала животным или воздействовала на сердце. Ей удалось обнаружить, что экстракты из большого мозга оказывали на ткани и органы только ацетилхолиноподобное действие, экстракты же мозжечка давали всегда двухфазное действие: они вызывали, с одной стороны, адреналиноподобные эффекты, с другой стороны, ацетилхолиноподобные эффекты. Таким образом, способность самих нервных элементов вырабатывать химические вещества является первой возможностью для объяснения гуморального влияния мозжечка.

Вторая возможность заключается в том, что не нервные элементы, а какие-то специальные секреторные элементы вырабатывают химические вещества, способные оказывать влияние на периферические органы. В настоящее время очень большое место в биологических и физиологических исследованиях занимает вопрос о секреторных элементах в центральной нервной системе. Я не могу подробно останавливаться на этом вопросе, но должен сказать, что у целого ряда представителей животного царства, вплоть до млекопитающих, обнаружены элементы, которые должны рассматриваться как эндокринные железы, как эндокринные клетки, расположенные внутри центральной нервной системы. Особенно легко они констатируются у низших представителей, у млекопитающих же они находятся только в области гипоталамуса и функционируют в какой-то связи с функцией мозгового придатка. Мозговой придаток, частично образовавшийся из центральной нервной системы, сохраняет у себя эту специальную секреторную функцию. Значение этих гормональных и гуморальных факторов вообще сказывается на поведенческой деятельности, в частности у тех животных, у которых наблюдается резко выраженная сезонность. Например, у птиц эти гуморальные механизмы выплывают в известные сезоны на сцену до такой степени, что являются определяющими все их поведение.

Я хочу сказать несколько слов относительно применяемой нами терминологии и относительно того, как нужно смотреть на различные химические возбудители, циркулирующие в крови.

Очень часто путают термины «гуморальный механизм» и «гормональный механизм». Под гуморальным механизмом мы понимаем очень широкий круг явлений, который характеризуется только тем, что какие-то

химические агенты, находящиеся в жидких средах организма — крови, ликворе, спинномозговой жидкости, разносятся с кровяным или лимфатическим током и могут оказывать то или иное влияние на различные другие отделы организма. Гуморальный механизм — механизм, осуществляющийся через посредство жидкой среды. Сюда подойдут все химические агенты — и метаболиты, и гормоны, и медиаторы, что угодно. Это есть способ распространения через жидкую среду.

Под гормональным же действием мы понимаем действие специальных агентов, вырабатывающихся тем или иным органом внутренней секреции и обладающих специфическим возбуждающим действием. Если тот или иной гормон попадает в кровяной ток и гуморальным путем разносится по организму, это будет частный случай гуморального действия.

В последние годы нам приходится говорить о медиаторах. Медиаторы — это посредники в передаче возбуждения с какого-нибудь одного элемента на другой. Медиаторную функцию не нужно путать с гуморальной, потому что тут же, на месте, могут возникать специфические химические агенты. На месте стыка нервного волокна с мышечным волокном может возникать адреналин, может возникать ацетилхолин или ацетилхолиноподобное вещество. Так как оно играет определенную роль в передаче возбуждения с нерва на мышцу, приходится называть его медиатором. Одно и то же вещество может функционировать в организме, играя роль гормона, т. е. общего возбудителя, циркулирующего в организме, и может играть роль медиатора.

Если придерживаться строго этой точной номенклатуры и не расширять без надобности значение каждого термина, учитывать его роль в каждом отдельном случае, то никаких недоразумений возникать не будет.

Если мы говорим о таких веществах, как ацетилхолин или адреналин, то приходится считаться с тем, что они являются и метаболитами, т. е. продуктами деятельности и распада, и приобрели значение гормонов потому, что, разносясь с током крови по организму, они во многих местах могут оказывать свое возбуждающее или тормозящее действие, а, кроме того, они приобрели значение медиаторов, так как являются посредниками передачи возбуждения с определенных нервных элементов на определенные периферические ткани.

К несчастью, случается иногда, что, увлекшись одной стороной действия, забывают другую сторону. Это имеет место очень часто в отношении ацетилхолина и адреналина с тех пор, как выяснилась их медиаторная роль, — забывают, что они являются еще и гормонами, которые могут оказывать общее действие.

Еще один вопрос, на котором я считаю нужным остановить ваше внимание, для того чтобы было понятно дальнейшее изложение предмета, — это вопрос о том, как же нужно смотреть на процессы, разыгрывающиеся внутри центральной нервной системы? Мы довольно много времени потратили на вопрос о передаче возбуждения с нервов на мышечные и железистые органы. Выяснилось, что периферические рабочие эффекторы, рабочие ткани и органы обладают сначала очень широкой, распространенной реактивностью в отношении различных химических агентов, но постепенно, по мере развития происходит сужение круга химических возбудителей, способных перевести данную ткань из состояния покоя в деятельное состояние. Помимо этого происходит снижение чувствительности даже к тем химическим агентам, которые сохранили свое возбуждающее действие. Это происходит под влиянием нервной системы. Нервные волокна, входя в контакт с мышечными или железистыми клетками, с одной стороны,

подавляют их реактивность в отношении химических раздражителей, с другой стороны, оказывают свое возбуждающее действие через посредство определенного медиатора из числа тех общих химических возбудителей, которые имели место.

Наряду с этим фармакология показывает, что существуют агенты, которые парализуют тем или иным способом либо действие медиаторов, либо продуцирование этих медиаторов и в результате этого нарушают способность передачи возбуждения, перехода возбуждения с нерва на мышцу или на железу.

Совершенно аналогичные явления имеют место и в центральных образованиях, как в периферических ганглиях нервной системы, так и в центральной нервной системе. Можно считать уже совершенно установленным, что и в центральной нервной системе, и в периферических ганглиях на месте стыка нервного волокна с другим невроном, отростка одного неврона с другим невроном разыгрываются процессы, аналогичные тем, которые разыгрываются в местах нервно-мышечного контакта.

Тут опять нужно вспомнить Н. Е. Введенского, который высказывал мысль, что парабиоз, вызываемый в нервном волокне, может рассматриваться как искусственный стык, который может быть аналогизирован до известной степени с концевой пластинкой (как тогда выражался Николай Евгеньевич). С другой стороны, изучая эту концевую пластинку, этот нервно-мышечный контакт, Н. Е. Введенский все время думал, что тем самым он изучает те основные закономерности, которые должны играть роль и внутри центральной нервной системы, что тут принципиальной разницы не может быть. Сейчас мы можем с уверенностью говорить, что и в центральной нервной системе переход через синаптические приборы с одних невронов на другие осуществляется при посредстве медиаторов, среди которых особенно большую роль играют ацетилхолин и ацетилохолиноподобные вещества, а в некоторых образованиях, по крайней мере в первичных ганглиях, вероятно, играют большую роль адреналиноподобные вещества, симпатины, как их теперь называют, а, кроме того, по всей вероятности, имеются еще другие, мало нам пока известные медиаторы.

Сейчас разрешите пока эту тему оставить и перейти к другому принципиально важному для нас вопросу.

В прошлой лекции я уже привлек ваше внимание к тому обстоятельству, которое было подчеркнуто и неоднократно подчеркивалось И. П. Павловым и которое легло в основу всех наших соображений, когда мы начали разрабатывать различные вопросы под углом зрения эволюционной физиологии.

И. П. Павлов показал и впервые точно формулировал принцип образования временных связей. Он экспериментально доказал, что одновременное возбуждение двух очагов центральной нервной системы ведет к осуществлению между ними функциональной связи, к образованию временной связи, которая внешне выражается в так называемых условнорефлекторных актах. У любого животного существуют готовые, врожденные, унаследованные рефлексы — безусловные рефлексы, как их называл Павлов, и рефлексы условные, приобретенные, возникающие в индивидуальной жизни, а механизм образования — это временная связь, образующаяся в результате совпадения во времени двух очагов возбуждения.

И. П. Павлов подверг систематическому анализу целый ряд вопросов: каковы должны быть условия, чтобы условные рефлексы легко образовывались, какие условия являются препятствием для их образования, как долго держатся эти условные рефлексы, в какое взаимоотношение они

вступают со всеми другими рефлекторными актами, унаследованными животным от предков или выработанными в его индивидуальной жизни.

Вместе с тем он высказал чрезвычайно важное положение, что изучение условных рефлексов интересно не только потому, что это есть важнейший механизм индивидуального приспособления организма к условиям его существования, но и потому, что рефлекторный акт, элементарный акт всякой нервной деятельности, изучается здесь в процессе возникновения, в процессе становления и развития. Врожденные рефлексы попадаются нам на глаза уже в совершенно готовом, каким-то образом сформированном виде, а условный рефлекс возникает впервые на ваших глазах, когда экспериментатор комбинирует две группы импульсов, создает определенный очаг возбуждения в нервной системе подопытного животного и наблюдает за процессом возникновения и развития рефлекторной деятельности.

Отсюда можно было сделать вывод, что изучение условного рефлекса открывает нам дорогу к решению вопроса, не так же ли складывались в эволюционном процессе события, которые привели к тому, что у животных выработались определенные рефлекторные акты, фиксировавшиеся наследственностью и ставшие, по терминологии И. П. Павлова, безусловными рефлексами.

Это обстоятельство в высшей степени важно, и мы в дальнейшем и постараемся провести параллели между тем, что открывает учение И. П. Павлова об условном рефлексе, и тем, что открывает изучение рефлекторных актов в их филогенетическом развитии и совершенствовании и в процессе онтогенетического развития животных организмов, до того, как организм попал под влияние внешней среды и у него начали вырабатываться новые, индивидуально складывающиеся рефлекторные акты.

В конце первой половины сегодняшней лекции ко мне поступила записка, в которой товарищ спрашивает: «Скажите, пожалуйста, играют ли роль в подавлении собственной химической чувствительности тканей нервной системой только функциональные влияния последней, или же нервная система стимулирует и образование морфологической изоляции чувствительной и нейро-эффекторной области? Не говорят ли опыты Дэла с введением ацетилхолина под давлением в пользу последнего?».

Я могу ответить на этот вопрос только в самых общих чертах. Конечно, есть все основания думать, что само развитие как прогрессивное развитие, как возникновение и развитие того или иного морфологического аппарата, так и его редукция, могут стоять под влиянием нервной системы — это совершенно несомненный факт. В прошлый раз я указывал здесь на работу А. Г. Гинецинского и одной из его сотрудниц, касающуюся развития почки. Ведь мы хорошо знаем (это было показано и нашими опытами, и опытами В. Л. Балакшиной в лаборатории К. М. Быкова, и сейчас опытами в лаборатории А. Г. Гинецинского), что если денервировать почку взрослого животного, взрослой собаки, то никаких особенных морфологических изменений не происходит, почка продолжает функционировать; у нее имеются известные отклонения от нормальной функции, но почка остается почкой, ничего особенного с ней не делается. Нарушения сводятся главным образом к определенной инертности в выделительной функции почки. Но если почку денервировать в раннем постнатальном возрасте, то она атрофируется. Это показал недавно А. Г. Гинецинский.

Следовательно, сам процесс развития, стабилизации органа, его упрочение, его существование и его деятельность, стоит под контролем нервной системы. Убрали вы нервную систему — значит, какие-то

химические влияния ведут к тому, что орган атрофируется. Мы знаем, что после перерезки моторного нерва в мышцах развиваются очень сильные атрофические процессы, которые ведут сначала к ненормальности функционирования этой мышцы под влиянием химических, или механических, или электрических раздражений, а затем к полной атрофии. Значит, естественно думать, что импульсы, идущие из центральной нервной системы, оказываются одним из определяющих моментов развития и, с другой стороны, в процессе всяких перестроек, которые имели место в эволюции и которые до известной степени повторяются и в онтогенезе, роль нервной системы в этом отношении чрезвычайно велика.

На остальные записки я отвечу в следующий раз, чтобы сейчас не отвлекаться.

Я считаю нужным остановить ваше внимание на одном факте, который бросился в глаза уже на первых этапах изучения условнорефлекторной деятельности.

Суть дела заключается в том, что если вы вырабатываете условный рефлекс на какой-то определенный раздражитель, сочетаете этот раздражитель с тем или иным безусловным рефлексом, то не только устанавливается временная связь между этим раздражителем и безусловным рефлексом, но оказываются вовлеченными многие другие раздражители, имеющие то или иное сходство с применяемым вами раздражителем. Например, если вы выработали условный рефлекс на тон определенной высоты, то на первых порах действующими оказываются и соседние тоны. В зависимости от того, когда вы начинаете испытывать действие различных тонов, в зависимости от возраста собаки и целого ряда других условий могут быть вовлечены то ближайшие, то более отдаленные тоны. Мало того, можно уловить раннюю стадию образования условного рефлекса, когда вовлеченными в дело оказываются вообще почти все звуковые явления. Любой стук, шум может на ранних этапах выработки условного рефлекса оказаться тоже возбудителем, но потом его действие отпадает. То же самое имеет место при применении механических раздражителей кожи, то же самое наблюдается при применении световых раздражений.

И. П. Павлов обозначал это явление как явление генерализации и объяснил эту генерализацию физиологическим процессом иррадиации, рассеивания возбуждения из одного очага в другие, и нужно думать, что (как Иван Петрович в самом начале и трактовал явление) очаг возбуждения, возникший где-либо в центральной системе, обусловливает рассеивание возбуждения по всем возможным дорожкам, по всем возможным проводникам.

Самый механизм установления временной связи, вероятно, основан на том, что сталкиваются волны возбуждения, рассеивающиеся из двух очагов, и установление между ними связи основано на том, что совозбуждаются с двух сторон определенные пути, определенные участки нервной системы.

Этот процесс генерализации имеет очень большое значение. Приходится думать, что кора мозга, тот аппарат центральной нервной системы, который на уровне взрослых млекопитающих животных является существенно важным в образовании условных рефлексов, представляет собой диффузную массу нервного вещества, что там еще остаются свободные участки, по которым возбуждение может свободно иррадиировать, может «гулять» в ту или другую сторону.

Здесь уместно напомнить следующие факты из общей физиологии и морфологии нервной системы.

Во всем животном царстве приходится констатировать четыре различные формы организации нервной системы, нервной ткани. Наиболее раннюю, наиболее примитивную, встречающуюся у сравнительно низко стоящих организмов, составляет так называемая диффузная нервная система, где нервные элементы разбросаны по всему организму, находятся между собой в связи, но где-либо сконцентрированных очагов нервных элементов нет. Второй тип — это узловая, или разбросанно-узловая, нервная система, где уже из этих диффузно рассеянных нервных элементов собираются группы, образующие узлы, ганглии, расположенные в определенных частях организма. Третий тип представляет так называемая цепочечная нервная система, где эти узелки располагаются в определенном порядке, между ними существуют комиссуральные связи, связывающие их между собой. Обычно образуются две симметричные цепочки, которые тоже связаны между собой комиссуральными связями. Отдельные узелки могут сливаться, превращаться в большие узлы, но вы прослеживаете все-таки метамерное расположение этих узлов. Этот тип особенно хорошо представлен у членистоногих, а разбросанно-узловой в наиболее выпуклой, яркой форме — у моллюсков. И, наконец, четвертый тип — это тип, характеризующийся концентрацией, собранностью нервных элементов в большие нервные образования, в мозговое вещество, в мозг, — то, что характерно для позвоночных.

Оказывается, что в нервной системе позвоночных мы можем уловить наличие каких-то признаков, характерных для всех этих четырех типов. Доминирующей является собранность нервных элементов в большой мозговой ствол, большое мозговое вещество — в мозг, но наряду с этим мы встречаемся с представителями как бы диффузной системы, например в кишечной трубке и в некоторых других полостных органах. Как вы знаете, в пищеварительном тракте, кроме того, что туда подходят извне нервные волокна парасимпатической и симпатической системы, имеются еще периферические нервные сплетения, расположенные на всем протяжении пищеварительного тракта в виде двух сетей — ауэрбаховского сплетения и мейснеровского сплетения (одно в подслизистом слое, другое в межмышечном). Вот образец, отражающий собой диффузную нервную систему.

Дальше, вы знаете, что вся симпатическая нервная система построена по типу цепочечной нервной системы: из определенных сегментов спинного мозга выходят волокна, которые вступают в связь в целой цепочкой ганглиев, расположенных вдоль позвоночника, носящих название вертебральных ганглиев. Но эти вертебральные ганглии дают от себя часть нервных клеток, которые расположены в брюшной полости в виде довольно больших скоплений нервных элементов, так называемые паравертебральные ганглии.

Я не хочу этим сказать или запутать вас предположением, что это есть полный аналог цепочечной нервной системы или полный аналог разбросанно-узловой нервной системы, но определенное сходство, определенная аналогия несомненно существует.

Что особенно интересно — компактная, централизованная нервная система на определенном этапе развития проявляет признаки как бы сегментации, и потом уже у вполне сформировавшихся позвоночных мы имеем сегментарный выход нервов из общей компактной массы центрального мозгового вещества и метамерное распределение этих волокон,

причем каждый спинальный нерв иннервирует не только соответствующий метамер тела, но обычно иннервирует и два соседних. В симпатической нервной системе он иннервирует не два и не три соседних, а может иннервировать четыре, пять, а у низших позвоночных, у рыб встречаются периферические невроны симпатической системы, которые иннервируют все метамеры тела, от хвоста до передней части головы. Следовательно, тут, с одной стороны, имеется метамерность, с другой стороны, эта метамерность нарушена.

Для нас важно, что, по целому ряду фактов, централизованная нервная система, представляющая собой большое компактное скопление нервных элементов, сохраняет в себе до известной степени признаки и свойства диффузной нервной системы.

Когда мы обращаемся к наиболее молодому отделу центральной нервной системы — к большим полушариям и, в частности, к коре больших полушарий головного мозга у млекопитающих животных, то процесс выработки условных рефлексов заставляет нас думать о том, что молодая мозговая масса представляет собой диффузную нервную систему. Если вы с одного органа чувств выработали условный рефлекс на какой-то определенный раздражитель, то вступают в связь и другие раздражители этого же анализатора.

Но мало того, в ряде работ, выполненных в лабораториях И. П. Павлова, было обнаружено, что в ранней стадии выработки условных рефлексов речь может идти даже о том, что и с других органов чувств могут быть вызваны те же рефлекторные реакции. Генерализация может быть настолько велика, что не только один анализатор, как говорил Павлов, вступил в связь с безусловным рефлексом, но вовлеклись и другие анализаторы.

Как это можно себе представить? Если это диффузная нервная система и возбуждение, пришедшее по определенным афферентным путям в определенную проекционную зону в коре головного мозга может рассеиваться по всей коре, то почему мы, слыша звук, не видим его, или, видя какое-нибудь явление, не слышим его? Казалось бы, если из одного анализатора возбуждение может рассеиваться в другие анализаторы, должны были бы наступать такие явления, что под влиянием света мы слышали и видели бы его, под влиянием звука мы видели и слышали бы его, никакой возможности дифференцировать эти явления во внешнем мире не было бы.

На практике встречаются люди, у которых чрезвычайно хорошо выражена эта наклонность к синестезиям, т. е. к сочувственным ощущениям. Есть люди, которых можно посадить в темную камеру, дать им приспособиться к этой темноте и нанести звуковое раздражение, и под влиянием звука они получают еще дополнительно и определенное световое ощущение. Оно протекает у разных людей по-разному, количественно разно выражено, может приобретать разные формы.

В патологических условиях это явление может становиться до такой степени ярко выраженным, что у человека на этой почве строятся всевозможные болезненные состояния и могут возникать бредовые идеи.

Почему же этого нет у большинства из нас, или, если это в какой-то минимальной степени, может быть, имеет место и у каждого из нас, — мы этого не замечаем и с этим никогда не считаемся?

Тут как раз и выступает то чрезвычайно важное обстоятельство, которое выявилось в работах И. П. Павлова и его сотрудников, что этой выработке новых связей и этой генерализации возбуждения в коре головного мозга все время противодействует другой процесс — процесс,

внешне выражающийся в противоположной возбуждению форме, именно процесс торможения.

Параллельно с образованием условного рефлекса, с его генерализацией, с тенденцией широко распространяться по коре большого мозга имеет место и обратный процесс, который выявляется в различных формах.

Может иметь место то, что И. П. Павлов называл концентрацией возбуждения. Иррадиирующему возбуждению оказывается какое-то сопротивление, какое-то препятствие, которое, нарастая, ведет к концентрации.

Тут замешивается второй элементарный процесс нервной системы, играющий постоянно большую роль, — индукционный процесс.

В прошлый раз я привлек ваше внимание к очень важному открытию, сделанному Н. Е. Введенским, — к явлению периэлектротона. Если под влиянием постоянного тока в периферическом нерве возникают очаги анаэлектротонический и катэлектротонический, то на расстоянии от них по ту и другую сторону парализуемого участка нерва возникают диаметрально противоположные состояния: около катода, по ту сторону катодической повышенной возбудимости — участок с резко понижающейся возбудимостью, а вокруг анода, с его анодической депрессией — участок повышенного возбуждения. Это элементарный, примитивный процесс, разыгрывающийся в нервном стволе, но в центральной нервной системе он приобретает уже грандиозные размеры и очень большое физиологическое и биологическое значение.

Очаг возбуждения не только распространяет от себя волны возбуждения по всем существующим путям, но он создает вокруг себя обратный процесс, и каждый раз, как под влиянием того или иного потока импульсов в центральной нервной системе возникает очаг возбуждения, он оказывает на окружающие элементы двоякое действие: с одной стороны, подпускает к ним рассеивающиеся волны возбуждения, с другой стороны, индукционно вызывает противоположный процесс. В зависимости от того, что в данный момент оказывается сильнее, мы имеем явление или преобладающей иррадиации и генерализации деятельности, или, наоборот, преобладание индукционных отношений и концентрирование процесса в одном месте.

Наряду с этой так называемой одновременной или симультанной индукцией имеет место другой процесс: если в каком-нибудь очаге длительно поддерживается процесс возбуждения, то там развивается склонность к торможению, возбуждение переходит в торможение, и, наоборот, если где-либо в одном месте длительно поддерживается процесс торможения, он может давать повод к повышению возбудимости и к переходу в противоположное состояние. Это особенно резко сказывается в тот момент, когда прекращается поток импульсов, приносящих возбуждение. Это тоже индукционный процесс, но только разыгрывающийся не в пространстве, а во времени.

Приходится далее считаться с так называемой положительной и отрицательной индукцией. Положительная индукция, по терминологии И. П. Павлова, — это возникновение повышенной возбудимости или поля возбуждения вокруг очага торможения. Отрицательная индукция — это появление пониженной возбудимости или даже процесса торможения вокруг очага возбуждения.

Если быть хорошо знакомым с этими элементарными процессами в нервной системе, ясно себе представлять взаимодействие этих элементарных процессов, тогда станет понятно, почему мы в обычных условиях,

при нормальном состоянии нашего мозга, никаких особых синестезий не имеем и не находимся в таком положении, чтобы каждый звук вызывал у нас оптические картины, а каждый световой стимул — ощущение звука.

Следовательно, диффузная по своему характеру, по своей основе нервная система функционирует точно, уточненно в результате того, что конкурируют два элементарных нервных процесса — процесс возбуждения и торможения, и конкурируют два противоположных характера их распространения по нервной системе — с одной стороны, рассеивание или иррадиация, с другой стороны, вызов противоположного состояния как в пространстве, так и во времени, т. е. индукционные отношения.

Это характерно для молодого отдела центральной нервной системы, для коры больших полушарий, который как раз является органом, осуществляющим замыкательную функцию, по терминологии И. П. Павлова, вырабатывающим временные связи и дающим возможность, таким образом, осуществляться индивидуальным, или условным, рефлексам. А как обстоит дело в низших отделах центральной нервной системы — в спинном мозгу, продолговатом мозгу, подкорковых больших ганглиях? Там то же самое.

Вам, вероятно, покажется парадоксальным то, что я говорю, что там то же самое. Там дело сводится к тому, что за счет этих же процессов иррадиации возбуждения и индукции, как положительной, так и отрицательной, в эволюционном процессе сложились определенные отношения.

В коре головного мозга наряду с этим процессом иррадиации и концентрации вырабатываются еще специальные формы торможения. И. П. Павлов разделял все случаи торможения в центральной нервной системе на две большие группы: врожденное, или внешнее, торможение (сюда относится, в частности, индукционное торможение, оно свойственно всей нервной системе) и торможение выработанное, которое возникает в процессе индивидуальной жизни.

Условный рефлекс при повторении без подкрепления начинает терять в своей силе и в конце концов сходит на нет. И. П. Павлову и его сотрудникам удалось выяснить, что здесь речь идет не об ослаблении процесса возбуждения, а о выработке тормозного процесса (угасание).

Выработка тормозных состояний имеет место во всех тех случаях, где временная связь не подкрепляется. Если вы один раздражитель подчеркиваете, подкрепляете, а другой, до известной степени сходный с ним, не подкрепляете, вы вырабатываете между ними разницу — один вызывает процесс возбуждения, а другой не вызывает его. Оказывается, он вызывает процесс возбуждения, не сопровождающийся тормозным процессом и потому замаскированный. Это то, что Павлов обозначал словом «дифференцировка».

Если вы присоедините к раздражителю, который вы связали с той или иной деятельностью, другой раздражитель и эту комбинацию не будете сопровождать едой, тоже получается индивидуальное торможение, которое Павлов называл условным тормозом.

Наконец, можно по нашему произволу создать тот или иной латентный период, скрытый период условнорефлекторной деятельности. Если вы точно будете сочетать во времени два раздражителя, у вас выработается условный рефлекс с очень коротким скрытым периодом. Если вы начнете оттягивать начало подкрепления от начала дачи условного раздражителя, то можете как бы удлинить латентный период от $1\frac{1}{2}$—2,

даже 3 мин. у собаки, а у человека, вероятно, и на часы, можно удлинить даже на сутки. Этот процесс запаздывания рефлекса представляет четвертый случай внутреннего торможения.

Эти случаи Павлов объединил понятием «внутреннее торможение», рассматривал его как приобретенное торможение, выработавшееся в индивидуальной жизни и противостоящее безграничному образованию условнорефлекторных связей или, вернее, безграничному проявлению условнорефлекторных связей.

Мы должны сейчас смотреть на дело так, что какие бы раздражители ни совпадали между собой во времени, между ними устанавливаются временные связи, но одним дается ход, а другим не дается, другие маскируются, и подавляющее большинство, почти все временные связи угнетаются, затормаживаются этим процессом внутреннего торможения, с одной стороны, и явлением концентрации — с другой. В результате этого только ограниченное число временных связей выявляется в виде тех или иных условных рефлексов.

Это обстоятельство имеет огромное приспособительное значение. Как вы знаете, И. П. Павлов характеризовал условнорефлекторную деятельность как наивысшую форму приспособления организма к внешней среде. Независимо от того, что нам дала наследственность, которая складывалась и осуществляла свое влияние на наш организм на протяжении тысяч миллионов лет, исключительное значение имеет индивидуальное приспособление организма, именно данного организма, существующего в данный момент, в данной среде. Понятно, что нервная система должна была приобрести большую лабильность и в понимании Н. Е. Введенского, т. е. возможность осуществлять много циклов в единицу времени, а, с другой стороны, она должна была приобрести подвижность еще и в другом, павловском, понимании. В этом понимании подвижность заключается в том, насколько легко в нервной ткани осуществляется переход от возбуждения к торможению, от торможения к возбуждению. Чем легче эти смены могут происходить, тем более приспособлен организм к условиям внешней среды, потому что малейшее изменение во внешней среде должно соответственным образом вызвать перестройку внутрицентральных отношений.

Вы знаете, что существует психологическая школа (Gestaltpsychologie), которая ведет резкую борьбу с рефлекторной теорией и желает рассматривать все поведенческие механизмы организма как результат возникновения определенных образов, картин нервной системы и возражает против рефлекторной теории, приписывая ей совершенно несвойственные и никакого отношения к ней не имеющие положения. Из-за установившегося в физиологии нервной системы термина «рефлекторная дуга» эти антирефлекстористы, так сказать, приписывают рефлекторной теории взгляд о существовании якобы отдельных дуг для каждого рефлекторного акта. Но мы хорошо знаем всех основных представителей рефлекторной теории, и никогда ни один из них такой картины себе не представлял. Все данные работ Шеррингтона, и Сеченова, и Павлова, и многих других исследователей говорят о том, что вся наша утонченная рефлекторная деятельность представляет собой результат утонченных функциональных отношений и что рефлекторные дуги вовсе не представляют собою отдельные проволочные пути, которые для каждого рефлекторного акта в отдельности выработаны. Вся наша деятельность именно на том и основана, что используется возможность широкого рассеивания возбуждения, широкая переработка возбудительного про-

цесса в тормозной, установление определенных функциональных мозаичных картин. Разные термины применялись для обозначения этого. А. А. Ухтомский любил говорить о констелляции нервных элементов. И. П. Павлов говорил о мозаике, но все равно под этим подразумевается одно и то же: при каждом раздражении в зависимости от характера, интенсивности раздражения и условий, при которых оно нанесено, создается определенная картина распределения торможения и возбуждения в этой диффузной массе нервной системы, что ведет в конце концов к тому или иному выявлению рефлекторной деятельности.

Те картины, те образы, те «паттерны», о которых говорят сторонники гештальт-психологии при изучении поведения человека и животных, действительно существуют, но они представляют собой продукт определенных переработок, определенных отношений, которые, с одной стороны, выработаны в эволюционном процессе и наследственно передаются из поколения в поколение и, с другой стороны, вырабатываются в индивидуальной жизни каждого организма.

Если бы не существовало возможности подавлять старые функциональные отношения и заменять их новыми, то, конечно, никакого прогресса в смысле развития человеческой способности и возможности к выполнению новых и новых актов не существовало бы. Мы знаем, что в конце концов люди так строго дифференцируются в смысле использования своих конечностей и своего речевого прибора, что могут осуществлять чрезвычайное разнообразие двигательных актов и менять их в очень короткие отрезки времени. На этом основана и наша способность вырабатывать новые трудовые процессы, новые формы деятельности наших рук и в особенности говорить, говорить на разных языках. Ничто не мешает нам говорить, иногда с полным соблюдением интонаций и акцента, характерных для каждой языковой системы, на других языках. Есть люди, которые не могут переделать свой акцент и на любом языке говорят, сохраняя акцент своего родного языка, а есть люди, которые от этого свободны и могут говорить на нескольких языках так, как это соответствует тому обществу, которое этот язык вырабатывало.

Все это является результатом того, что свободная, диффузная, допускающая широкое распространение возбуждения и торможения, нервная система при определенных условиях создает определенную мозаику возбуждения и торможения, создает определенные, выражаясь словами А. А. Ухтомского, констелляции нервных элементов, вовлеченные в деятельность и допускающие распространение возбуждения, и, таким образом, осуществляет различные формы двигательных реакций.

Какое же это имеет отношение к остальным, к низшим отделам центральной нервной системы, в которых доминируют процессы, выработавшиеся на протяжении сотен, тысяч и миллионов лет в процессе эволюции?

Давно уже был обнаружен и сформулирован закон иррадиации. Еще в 40-х годах прошлого столетия немецкий физиолог Пфлюгер занимался изучением рефлекторных актов у спинальной лягушки, у лягушки с отрезанным головным мозгом, у которой только спинной мозг связан с периферическими рецепторами и с мускулатурой. Нанося такой спинальной лягушке локальные раздражения на кожу при помощи бумажек, смоченных серной кислотой, Пфлюгер наблюдал, какие она осуществляет рефлексы. Он обнаружил, что если вы наносите ограниченное, локальное химическое раздражение на какой-нибудь участок кожи, то в ответ на это наступает специфическая реакция. Нанесли вы раз-

дражение на стопу правой задней лапки — правая задняя лапка сгибается. Сняли вы этот раздражитель — конечность расправляется. Нанесли вы раздражение на левую заднюю лапку — левая задняя лапка сокращается, нанесли на спинку — она задней лапой сбрасывает эту бумажку и т. д.

Но дальше Пфлюгер обнаружил, что если создать препятствие для осуществления того или иного рефлекторного акта, допустим, задержать лапку, чтобы она не могла произвести своих движений, то наступает иррадиация возбуждения, вместо правой вступает в действие левая лапка; если обе задние лапки задержаны или даже отрезаны, а раздражение наносится на область туловища, то передние лапки заменяют их и вступают в действие.

На основании этого Пфлюгер решил, что возбуждение, возникшее в каком-нибудь определенном сегменте спинного мозга и в определенной половине его, иррадиирует, распространяется и может охватить разные отделы нервной системы, пока дело не дойдет до того, что если нанесен сильный раздражитель, то все четыре конечности начинают проделывать более или менее хаотические движения.

Пфлюгер установил и закон иррадиации. Он проследил, в каком направлении распространяется возбуждение, в каком порядке вступают в действие отдельные конечности, и формулировал это как закон иррадиации.

Впоследствии было показано, что этот порядок действителен только для лягушки и притом при условии, если наносится химический раздражитель и на определенные участки тела.

Когда стали изучать этот же вопрос на разных млекопитающих и наносить раздражение на различные участки тела, то выявилось, что существует целый ряд различных порядков распространения возбуждения. Если вы раздражаете ухо, то возбуждение идет от уха сначала к задней конечности, потом на переднюю, потом на противоположную и т. д. Но важно то, что каждому участку раздражения соответствует свой определенный ход проявления рефлекторных актов, т. е. определенный ход распространения возбуждения.

Теперь возьмите стрихнинизированную лягушку, и вы обнаружите такую картину, что где бы вы ни прикасались к лягушке, у нее вся мускулатура одновременно приходит в возбужденное состояние. Следовательно, стрихнинное отравление может привести к тому, что иррадиирующим волнам возбуждения не оказывается должного препятствия, возбуждение широко рассеивается по всей центральной нервной системе.

Теперь снова перейдем к млекопитающим, и тут мы видим то же самое. Дали вы стрихнин, и все явления координации, все явления локальных рефлексов, последовательно друг за другом идущих, последовательно друг за другом вступающих в действие, отпадают, на все получается общая, универсальная судорога.

Значит, в нашей нервной системе заложены такие условия, которые допускают свободное рассеивание возбуждения по всей центральной нервной системе. Это один из показателей диффузности процесса возбуждения.

Чрезвычайно важный факт был обнаружен мной и моей сотрудницей К. И. Кунстман, когда мы произвели деафферентацию одной конечности собаки, т. е. перерезали все чувствительные корешки, несущие импульсы от одной задней ноги к центральной нервной системе. Уже через несколько недель после деафферентации эту конечность, лишенную чувствительности, можно было как угодно раздражать — и электрическим током, и

термическими раздражителями, и механическими — с нее никаких эффектов вызвать было нельзя.

Но она не оставалась в покое ни при одном рефлекторном акте. Если вы раздражали противоположную конечность, она вмешивалась в реакцию; если животное получало пищу, то во время еды эта конечность проделывала бесконечное число самых разнообразных движений — то сгибание, то разгибание, то приведение, то отведение и т. д. Мало того, если животное находилось в покое, в полусонном состоянии, то на каждый дыхательный акт, на каждый вдох эта конечность отвечала сокращением, или экстензией, или флексией, в зависимости от того, каково было исходное положение. Следовательно, обнаруживалось участие этой задней конечности в дыхательном процессе. Таким образом, волна возбуждения, возникающая в центральной нервной системе, в дыхательном центре и обычно захватывающая только определенную группу мышц, может рассеиваться по центральной нервной системе и всегда рассеивается, но только не приводит к действию, потому что все остальные сегменты спинного мозга находятся под контролем афферентных импульсов, идущих с периферии. Но если вы освободили одну конечность от чувствительности и лишили ее притока импульсов с периферии, она оказывается бесконтрольной, она отвечает на все возбуждения, которые возникают в том или ином отделе центральной нервной системы, — в пищевом центре, дыхательном центре, в центре различных оборонительных рефлексов. Это опять одно из проявлений диффузности нервного процесса даже в старых отделах центральной нервной системы, даже в спинном мозгу.

ЛЕКЦИЯ ШЕСТАЯ

Товарищи, в прошлый раз мы остановились на вопросе о том, какие отголоски примитивной нервной системы сохраняет в себе высокоорганизованная центральная нервная система высших позвоночных животных, человека в том числе, и как, несмотря на то, что в эволюционном процессе обособились и развились совершенно различные типы нервной системы, все-таки некоторые черты каждого из этих типов находят себе известное отражение и в других типах нервной системы.

В прошлый раз мы остановились на вопросе о том, сохраняет ли компактная, высокоорганизованная, структурно очень сложно построенная центральная нервная система позвоночных животных известную степень диффузности, и я высказал мысль, что она, по существу, является диффузной. Эта диффузность выражается в том, что существующая в обычных, нормальных условиях нахождения организма во внешней среде специфичность ответов на различные раздражители, строгое согласование характера раздражений и характера ответных реакций (или, как Сеченов выражался, согласование движения с чувствованием) могут быть легко нарушены. Достаточно дать небольшую дозу стрихнина, для того чтобы на прикосновение к любому пункту кожной поверхности вызвать взрыв мышечных судорог, совершенно не координированных, охватывающих одновременно все мышечные группы.

Затем я остановился на одном специальном факте, который был обнаружен мной и моей сотрудницей К. И. Кунстман и который заключался в том, что после перерезки всех афферентных нервов, идущих от одной задней конечности, после деафферентации ее, эта конечность впадает в совершенно своеобразное состояние. Она участвует во всех двигательных актах, которые совершаются другими частями тела и на которые она

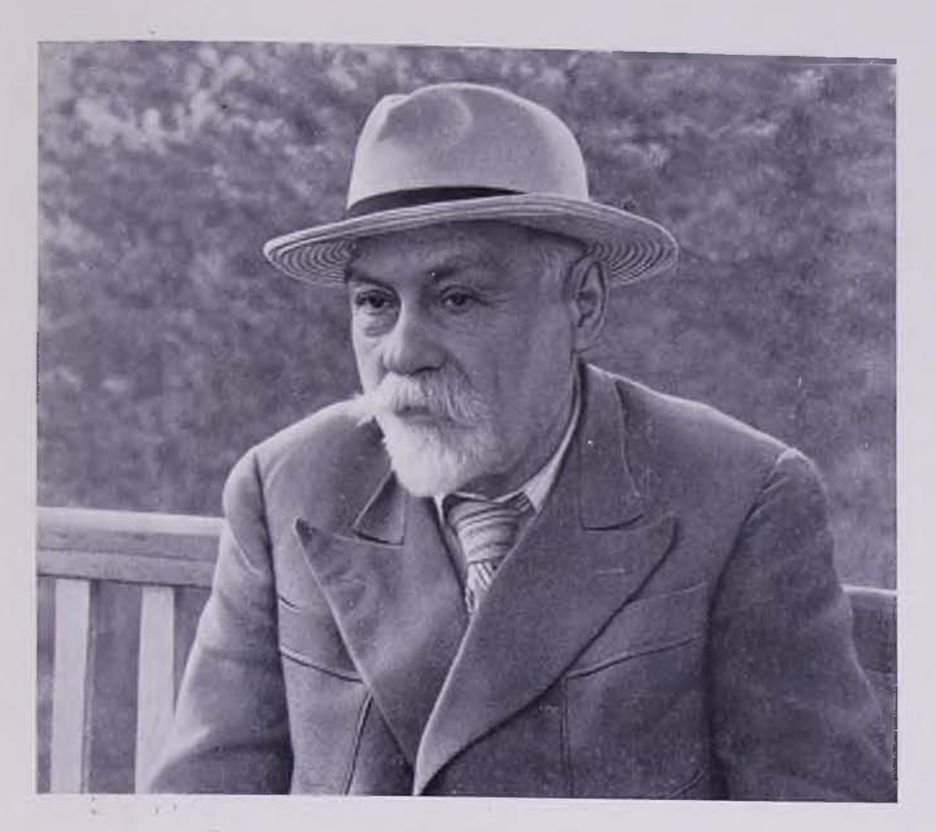
в норме не должна была бы реагировать. Например, в то время как собака ест, эта деафферентированная конечность совершает самые разнообразные движения в унисон с движениями челюстей и головы. Если вы наносите раздражение на противоположную конечность и вызываете там оборонительный сгибательный рефлекс, то эта конечность отвечает разгибательным движением. В то время когда двигательная активность животного снижена, например при переходе от бодрственного состояния к сонному, наблюдаются правильные ритмические движения этой деафферентированной конечности в форме либо экстензий, либо флексий, но совершенно в том же ритме, в каком осуществляется дыхательный акт.

Как нужно было понять это явление? Очевидно, в результате деафферентации определенные сегменты спинного мозга, определенные отделы как на соответственной стороне, так и на противоположной стороне освободились от притока импульсов с периферии, они освободились от контроля чувствительности, от контроля тех непрерывных показаний, которые идут и от кожи, и от двигательного прибора, и, таким образом, в результате этого у них наступило какое-то повышение возбудимости, какая-то свобода для распространения иррадиирующих волн возбуждения. Где бы ни возникло возбуждение в центральной нервной системе — на противоположной ли стороне тех же сегментов под влиянием импульсов, идущих с нормальной конечности, или под влиянием возбуждения вышележащих сегментов, или головного мозга, — все равно отовсюду иррадиируют волны возбуждения и дают соответствующие двигательные эффекты. Это обстоятельство, конечно, в высшей степени важно.

Мы знаем, что в норме животное осуществляет чрезвычайно строго координированную деятельность. Можно наблюдать животное вполне нормальное, можно наблюдать животное децеребрированное на том или ином уровне, можно, наконец, наблюдать спинальное животное с перерезанным где-либо в средней части спинным мозгом, но отделы, освобожденные от влияния вышележащих частей, все-таки сохраняют какую-то нормальную координацию, всегда имеется какое-то определенное согласование между характером нанесенного раздражения и ответной типической реакцией. А тут наблюдается возможность охвата деятельностью в ответ на все раздражения, откуда бы они ни сыпались.

Встает вопрос о том, как же осуществляется координированная деятельность, на чем она основана?

В действительности мы имеем дело с диффузным прибором серого вещества центральной нервной системы, к которому подходит масса афферентных волокон и от которого отходят в несколько меньшем числе эфферентные волокна. Внутри центральной нервной системы, в сером веществе мы имеем огромное накопление нейронов, и связанных друг с другом, и допускающих возможность свободной передачи возбуждения с одного нейрона на другой. Координационные картины устанавливаются функционально. Но в нормальных условиях нормальное животное, подвергающееся воздействию тех или иных явлений во внешней среде, осуществляет только какие-то ограниченные движения, координированные движения. В частности, хорошо известно, что антагонистические мышцы, мышцы, движущие сустав в противоположном направлении, вызывающие сгибание или разгибание, приведение или отведение, работают согласованно в том смысле, что при определенных рефлекторных актах возбуждению центров сгибательной мускулатуры соответствует торможение центров разгибательной мускулатуры, при возбуждении разгибателей тормозятся центры сгибательных мышц. То же самое касается и всех дру-



Л. А. Орбели. Лето 1957 г.



гих мышечных групп, находящихся в антагонистических отношениях.

Но можно ли себе представить, чтобы пара антагонистических мышц всегда и во всех двигательных актах носила антагонистический характер, чтобы антагонизм был абсолютным? Конечно, этого нельзя себе представить. Есть случаи, когда антагонистические мышцы должны одновременно сокращаться, в определенных рефлекторных актах они являются синергистами. Те же сгибатели и разгибатели могут работать как синергисты, когда нужно фиксировать конечность в каком-то определенном положении, придав двум костям в суставе определенный угол. Тогда антагонисты одновременно должны быть в какой-то степени сокращения, их центры должны быть в определенной степени возбуждения, для того чтобы это положение могло быть сохранено. Это особенно касается тех случаев, когда фиксированная в определенном положении конечность, допустим экстензированная, должна производить движения абдукции или аддукции. В этих случаях флексоры и экстензоры работают как синергисты, а абдукторы или аддукторы — как антагонисты. И в центральной нервной системе, следовательно, в соответствующих отделах мозга должны устанавливаться такие взаимоотношения между возбудительным и тормозным процессами, чтобы этот акт мог осуществиться. И мы знаем, что, действительно, уже за счет нескольких сегментов спинного мозга могут быть установлены и обнаружены очень сложные координационные отношения.

Чрезвычайно важно, что все эти двигательные акты необычайно пластичны в том смысле, что от мгновения к мгновению эти координационные отношения могут меняться и антагонисты через дробную долю секунды становятся синергистами, синергизм опять переходит в антагонизм, — чрезвычайно подвижный процесс. Конечно, это возможно только при условии, если нервная система, именно центральный прибор нервной системы, обладает значительной подвижностью, значительной пластичностью.

Как же нужно понять возникновение и механизм этих координаций и механизм их перестроек у различных видов и у одного и того же вида и даже у одного и того же индивидуума в процессе его индивидуального развития?

В этом отношении я должен напомнить старые факты, давно установленные, которые нужно ясно себе представлять для того, чтобы вообще разобраться в этих сложных процессах.

Прежде всего это очень важный момент, показанный еще в 70-х годах прошлого столетия, — то, что при нанесении раздражения на определенную область коры больших полушарий, так называемую двигательную область, на переднюю центральную извилину, можно вызвать движения отдельных частей тела. Фритчем и Гитцигом было установлено, что имеется определенная локализация пунктов в передней центральной извилине, раздражение которых приводит к сокращению тех или иных мышечных групп. Установлены участки, которые вызывают сокращение задней конечности, передней конечности, шейной мускулатуры, мускулатуры головы. Это давно известный факт.

Важно здесь то, что такие локально ограниченные двигательные эффекты вызываются с определенных точек передней центральной извилины только при условии, если раздражитель не слишком сильный и если он не слишком длительный, не слишком продолжительно проводится раздражение. Если усилить раздражение, в особенности если его растянуть на более или менее значительный отрезок времени, то локальное

сначала движение той или иной конечности начинает сопровождаться сопутствующими движениями других частей тела и, в конце концов, с двигательной области коры можно вызвать общие судороги, которые могут тянуться значительное время.

Значит, и тут мы наталкиваемся на явление иррадиации возбуждения, распространения возбуждения с первично раздражаемого пункта на соседние участки центральной нервной системы, именно коры головного мозга, и в результате этого получаем разлитой, большой эффект, охватывающий значительные мышечные группы. Причем в этих судорогах мы опять-таки наблюдаем сначала определенные координированные движения, последовательную смену сгибаний и разгибаний, а в конце концов судорогу тоническую, которая охватывает все мышцы одновременно и держит их длительное время в напряженном состоянии.

Второй важный факт, полученный тем же методом искусственного раздражения коры головного мозга, был установлен несколько позже, в 80-х годах, Гейденгайном и нашим соотечественником Н. Бубновым. Факт этот заключался в том, что при локальном электрическом раздражении определенных точек передней центральной извилины можно вызвать не только явление возбуждения, но и явление торможения. Если вы захватите мышцу или мышечную группу в состоянии покоя и в это время нанесете возбуждение на соответствующую ей область передней центральной извилины, вы получаете двигательный акт, но если вы нанесете электрическое раздражение в то время, когда конечность осуществляет двигательный акт, этот двигательный акт может быть заторможен.

Значит, определенной дозировкой раздражения и применением его при определенном исходном состоянии нервной системы можно вызвать одним и тем же раздражением или явление возбуждения, или явление торможения.

Этот факт учитывался Н. Е. Введенским и И. П. Павловым. Он, действительно, имеет огромное значение. Без него нельзя было бы понять многое из того, что происходит в центральной нервной системе. Каждый участок двигательной области коры мозга в ответ на раздражение может давать и эффекты возбуждения, и эффекты торможения. Отсюда уже все дальнейшие последствия.

То же самое мы наблюдаем и в низших отделах центральной нервной системы. Раздражение какого-нибудь проксимального конца любого перерезанного чувствительного нерва может дать эффекты возбуждения или торможения, что опять-таки зависит от того, в каком исходном состоянии вы захватите нервную систему.

Как же понять эту координированность, в частности эту реципрокную иннервацию антагонистических мышц, о которой мы только что говорили, то, что возбужденному состоянию флексоров соответствует тормозное состояние центров экстензоров и наоборот? Как понять последовательную смену явлений перехода от возбуждения к торможению?

Шеррингтоном было выдвинуто понятие о симультанной и сукцессивной координации, о координации одновременной и координации последовательной. Действительно, нужно сначала понять, как происходит явление в данный короткий отрезок времени, как распределяются процессы возбуждения и торможения внутри центральной нервной системы в данный момент и затем на чем основан переход от одного двигательного акта к другому, от одного состояния мускулатуры к другому.

Тут приходится считаться с двумя моментами. В эволюционном процессе сложились определенные координационные отношения, вследствие

чего каждому рефлексогенному полю, каждому участку, заключающему в себе те или иные рецепторы, соответствует определенное распределение возбуждения и торможения внутри центральной нервной системы, которое дает свою картину координированного акта. Но поддержание нервных центров в определенном состоянии возбуждения или торможения создает наклонность к переходу в противоположное состояние.

Я упоминал уже, что Н. Е. Введенским когда-то было указано, что каждый цикл возбуждения сопровождается некоторыми последовательными явлениями, именно, возбуждение не затухает сразу, а сопровождается фазой рефрактерной и фазой экзальтационной. Первичное возбуждение, рефрактерная фаза, экзальтационная фаза вместе составляют какой-то определенный цикл. Следовательно, каждый цикл заключает в себе уже элементы возбуждения и торможения. В дальнейшем, когда эти циклы последуют друг за другом и в различных участках нервной системы, можно себе представить, что произойдет известный сдвиг в длительности этих фаз, окажутся растянутыми экзальтационные и рефрактерные фазы. За счет этой подвижности во времени развивается своеобразный процесс, который обозначен словами «последовательная индукция».

Эта последовательная индукция заключается в том, что при длительном поддержании возбудительного процесса может развиться тормозной процесс, при длительном поддержании тормозного процесса может развиться возбудительный процесс. Эта последовательная индукция наблюдается уже в спинном мозгу.

Но к этому присоединяется другое важное обстоятельство — наличие проприоцептивной системы, наличие собственных, проприоцептивных чувствительных аппаратов во всем двигательном приборе, в мышцах, сухожилиях и суставных связках, которые раздражаются выполняемым двигательным актом. Раз какие-то мышцы под влиянием тех или иных условий пришли в более или менее сокращенное состояние, то это обстоятельство является раздражителем для определенных рецепторных приборов внутри самого двигательного аппарата, и отсюда каждый двигательный акт является источником огромного потока импульсов в центральную нервную систему.

Субъективно мы переживаем эти импульсы как мышечное чувство, как ощущение движений. Объективно они играют огромную роль в том смысле, что после того как подействовал какой-нибудь внешний раздражитель и дал толчок к выполнению двигательного акта, в ответ на этот двигательный акт в центральной нервной системе создается новая картина распределения очагов возбуждения и торможения и за счет работы проприоцепторов и идущих от них афферентных нервов проприоцептивной чувствительности возникают ответные типические реакции. Следовательно, каждый раз как начался какой-нибудь двигательный акт, он, с одной стороны, сопровождается последовательным индукционным процессом в центральной нервной системе, а с другой стороны, на это измененное состояние возбудимости попадают импульсы, идущие от двигательного прибора. Таким образом, последовательная координация складывается из двух этих моментов: из индукционного изменения возбудимости нервных центров и из притока импульсов от двигательного аппарата как результата выполненного двигательного акта.

Отсюда возникает возможность установления цепных реакций: раз вызвано одно движение, оно создает повод для ответного движения, это ответное движение создает повод опять-таки для ответного движения и т. д., и, действительно, мы наблюдаем, что при определенном состоя-

нии возбудимости центральной нервной системы, даже просто спинного мозга, мы можем получить в ответ на сравнительно короткое раздражение целую цепь рефлексов. В зависимости от ряда обстоятельств эта цепь может быть очень длинной, а может быть очень короткой: движение — ответное движение.

Существенно важное, что вытекает из общих механизмов деятельности центральной нервной системы, что нам нужно учесть для того, чтобы понять более сложные двигательные акты, — это возможность вмешательства различных отделов центральной нервной системы в деятельность других отделов.

В целостной нервной системе, как она представлена у более или менее высокоорганизованных животных, мы всегда имеем дело с тем обстоятельством, что ни один участок нервной системы не может работать вне его влияния на другие отделы центральной нервной системы и без того, чтобы на него в свою очередь не влияли другие отделы.

И мы опять должны вернуться к взаимодействию некоторых важнейших отделов центральной нервной системы животных. Я говорил, что за счет врожденных, эволюционно сложившихся координационных отношений мы наблюдаем согласованные двигательные акты. Каждому раздражению в норме соответствует определенное распределение очагов возбуждения и торможения в спинном мозгу и других отделах центральной нервной системы, в результате этого — согласованные движения (сгибание или разгибание, однократное или повторное), укладывающиеся в определенную систему. При этом не только флексоры и экстензоры находятся в антагонизме, но правая и левая конечности находятся в антагонизме, задняя и передняя конечности могут находиться в антагонизме. Ведь локомоторный акт складывается так, что чередуются сгибательные и разгибательные движения симметричных конечностей в альтернативном порядке; так же в альтернативном порядке чередуется сокращение флексоров и экстензоров, задних и передних конечностей. Мы можем наблюдать различные формы походки: скакательную, когда обе задних и обе передних конечности действуют как синергисты, но задние и передние конечности действуют как антагонисты; мы можем наблюдать движение, которое осуществляется при рыси, когда передние и задние конечности перекрестно находятся в синергизме и перекрестно в антагонизме.

Все это свидетельствует о возможности переключений одних координаций на другие.

Очень важное обстоятельство состоит в том, что все это носит чрезвычайно пластичный характер, может легко изменяться от момента к моменту. Животное может бежать рысью и может сразу перейти на карьер, на галоп, т. е. на движение, при котором все четыре конечности одновременно отталкиваются от земли. Оказывается, что существующие координационные отношения могут быть смыты без всякого труда, они могут быть смыты совершенно.

Такое влияние на координационную картину осуществляет мозжечок. Если вы на остром опыте проверяете эффекты раздражения тех или иных чувствительных нервов, обнаруживаете нормальные координационные отношения, а именно: в ответ на раздражение одного нерва получаете один двигательный акт, на раздражение другого нерва — другой двигательный акт, регистрируя одновременно сокращение флексоров и экстензоров, обнаруживаете наличие этой реципрокной иннервации антагонистических мышц и в это время нанесете раздражение на обнаженный моз-

жечок, то вслед за этим вы увидите, что мгновенно, в течение нескольких секунд, вся эта координационная картина смыта. Впечатление такое, как если бы на доске были написаны какие-нибудь формулы, а вы взяли и губкой стерли все это. В это время на любое раздражение, как при стрихнинном отравлении, вы получаете неограниченное распространение возбуждения по всем отделам. Проходит минута, другая, и восстанавливаются нормальные отношения.

Следовательно, определенное влияние одних отделов центральной нервной системы на другие, в данном случае влияние мозжечка на спинной мозг, может выразиться в том, что он эту нервную систему со сложившимися координационными отношениями вдруг делает некоординированной, он освобождает ее от накопившихся координационных отношений и делает доступной для возникновения других координационных отношений.

Вы можете наблюдать сразу вслед за этим известную перестройку координационных отношений.

Вместе с тем нам известно, что животное, потерявшее мозжечок, отличается большими нарушениями двигательных актов. Нельзя сказать, что оно не может ходить, — оно может ходить, выполнять все двигательные акты, но что характерно для отсутствия мозжечка? Наступил какой-то двигательный акт, животное наклонило голову для того, чтобы взять пищу из кормушки, но как только оно наклонило голову, но не успело еще прикоснуться к пище, противоположный рефлекс — рефлекс отдачи — отдергивает его голову вверх. Под влиянием проприоцепторов наступает обратный двигательный акт. Вслед за этим опять наступает наклон головы, но не успеет животное захватить пищу, как у него опять наступает разгибательное движение, и только случайно, при одном из этих повторяющихся сгибаний и разгибаний, животное может подхватить пищу и съесть ее.

Животное идет, совершает обычный локомоторный акт. Но оказывается, что если оно лежало и должно встать, чтобы пойти, то оно должно несколько раз проделать движения подъема и опускания, потому что всякая попытка к экстензии сопровождается флексорным рефлексом, всякий флексорный рефлекс вызывает экстензорный рефлекс и это качание происходит в течение длительного времени, пока, наконец, какой-то из этих актов не одолеет и животное или свалится, или начнет ходить. Во время ходьбы конечность, поставленная на пол, не удерживает тяжесть тела в этом месте, а происходит обратный, сгибательный рефлекс, в результате животное валится на ту или другую сторону.

Все это свидетельствует о том, что мозжечок не является командиром двигательного прибора, но он необходим для того, чтобы командир мог распоряжаться подчиненным ему двигательным прибором.

Я формулировал это положение так, что мозжечок является пособником больших полушарий в выполнении различных двигательных актов. Команда идет с больших полушарий, животное под влиянием безусловного или условного рефлекса начинает осуществлять какой-нибудь двигательный акт, но акт этот не может совершиться достаточно координированно, потому что врожденные, основные, первичные существенные механизмы координированного акта оказываются слишком упорными для того, чтобы допустить нормальное выполнение движения. Все можно пересолить и тут «пересол» заключается именно в том, что каждый двигательный акт упорно, обязательно вызывает антагонистический акт, а этот акт в свою очередь вызывает антагонистический акт и животное не может подавить

эту бесконечную цепь рефлексов, взаимно друг друга сменяющих, для того чтобы выполнить нужное движение.

В известных случаях очень важно ритмически работать, но если это ритмическое движение не может быть остановлено, оно становится уже вредным. Представьте себе — пианист начнет играть и будет хлопать по одному и тому же месту кистью вместо того, чтобы менять размах движения, переносить его, сменять сгибание разгибанием, поворотом вправо и влево и т. д., или если пальцы пианиста все время будут совершать одно и то же движение. Невозможная вещь!

Для того чтобы такие подвижные, очень переменные двигательные акты могли правильно совершаться, требуется участие этого отдела нервной системы, который регулирует состояние возбудимости нервной системы, поддерживает определенные функциональные свойства, при глубоком вмешательстве может смыть все координационные взаимоотношения, а при нормальной своей деятельности поддерживать возбудимость центральной нервной системы на определенном уровне и, таким образом, обеспечивает возможность большим полушариям правильно использовать подчиненный им спинномозговой аппарат.

Тут двоякая роль центральных влияний выступает в полной мере и делает понятными те явления, о которых я говорил.

Я докладывал вам, что, по данным А. И. Карамяна, на раннем этапе эволюционного развития, когда еще нет переднего мозга, как у рыб, мозжечок выполняет двоякую функцию — и адаптационно-трофическую функцию регуляции определенных свойств, и, по-видимому, является замыкательным прибором, через который устанавливаются новые временные связи. Когда развился большой мозг, эта замыкательная функция выработки новых временных связей, условных рефлексов, функция подчинения координационного аппарата новым импульсам, идущим из другого отдела, переходит в область больших полушарий, а мозжечок сохраняет способность адаптационно-трофической регуляции.

Если, кроме этих цепных рефлексов, мы припомним определенную группу так называемых статических и стато-кинетических рефлексов, с которыми нам приходится постоянно иметь дело, то роль мозжечка становится еще значительнее.

Что мы подразумеваем под статическими рефлексами? Это рефлексы, которые обеспечивают организму сохранение определенного положения в пространстве, определенную ориентировку своего тела в пространстве, с одной стороны, и обеспечивают сохранение определенных взаимоотношений между частями тела — с другой.

Как вы знаете, для большинства позвоночных четвероногих животных нормальным является положение, при котором спина расположена горизонтально и мускулатура шеи поддерживает голову так, что темя обращено кверху. У двуногого животного (у некоторых птиц, у человека) картина меняется в том смысле, что позвоночник должен быть поставлен вертикально, а мускулатура шеи должна удерживать голову так, чтобы темя осталось направленным кверху. У некоторых животных очень трудно добиться, чтобы они лежали на спине. Например, достаточно положить морскую свинку на спину, как она быстро переворачивается. И у нас есть этот рефлекс — непременно держать темя кверху, но каждый из нас способен подавить этот рефлекс, мы можем лечь на спину, на бок, наклонить темя, акробаты висят подолгу головой вниз, многие из нас умеют кувыркаться, иногда приходится работать, наклонив голову так,

что темя приходится в вертикальной плоскости, следовательно, есть возможность подавлять определенные статические рефлексы тогда, когда нужно выполнять какой-нибудь специализированный акт.

Чем примитивнее организация животного, тем труднее поддаются подавлению эти статические рефлексы. У более высокоорганизованных эта возможность становится все большей и большей, и когда мы под влиянием корковых импульсов должны вырабатывать у себя совершенно новые реакции, новые формы двигательных актов, в частности в нашей трудовой жизни и при выполнении различных гимнастических, хореографических и прочих актов, мы должны подавлять некоторые рефлексы. Этого требует корковая деятельность.

Но это хорошо, легко и плавно осуществляется только благодаря тому, что, сопутствуя этому, параллельно с большим мозгом работает мозжечок, который обеспечивает легкое подавление старых координационных отношений. Я говорил, что в остром опыте раздражением мозжечка можно на короткое время полностью смыть врожденные координационные отношения.

Разрешите остановить ваше внимание еще на одном важном общем вопросе, который нужно ясно себе представлять, для того чтобы потом понять все то многообразие сложных деятельностей, с которыми приходится иметь дело у высокоорганизованных позвоночных животных. Мы только что говорили о различных рефлексах, которые могут быть вызваны у животного при раздражении тех или иных рефлексогенных зон, которые затем, взаимодействуя друг с другом, укладываются в более сложные картины, как например картина координированного локомоторного акта. Но для каждого животного характерна определенная картина локомоторного акта, различные формы локомоции. Они, очевидно, каким-то образом сложились и наследственно фиксированы. Однако наблюдается известная пластичность, которая допускает, с одной стороны, возможность пригонки локомоторного или какого-нибудь другого сложного акта к частным условиям данной ситуации данного момента, с другой стороны, возможность перестройки координационных отношений.

Возникает вопрос: как, когда складываются те или иные координационные отношения? Существуют кратковременные рефлексы, которые друг друга легко сменяют, так называемые фазические рефлексы, и существуют рефлексы длительные, характеризующие длительное удержание каких-то частей тела или всего тела в определенном положении. Тут говорят о статических рефлексах, о тонических рефлексах.

Очень важно считаться со следующими явлениями, которые хорошо раскрываются и в опытах с искусственными разобщениями частей нервной системы друг от друга, и при изучении картины развития рефлекторных актов в процессе онтогенеза. У спинального животного, у которого произведена перерезка спинного мозга так, чтобы она пришлась ниже отхождения тех нервных стволов, которые иннервируют дыхательный аппарат, можно поддерживать жизнь животного месяцами и годами. У нас в лаборатории были животные, которые жили 6—8 лет после перерезки спинного мозга. У них можно за это время многое наблюдать и выяснить все характерные особенности работы этого раздела центральной нервной системы.

Спинной мозг характеризуется главным образом тем, что осуществляет фазические рефлексы. Затяжных, очень длительных состояний напряжения или сокращенного состояния мышц у этих животных наблюдать не приходится.

Совершенно иная картина получается, если производится децеребрация на более или менее высоком уровне. Можно произвести децеребрацию позади больших полушарий, именно позади стриарного тела, но кпереди от таламуса. Тогда отделенными или удаленными совсем оказываются кора больших полушарий, стриарное тело, а таламус и средний мозг, продолговатый мозг, спинной остаются как целостная система. Животные, таким образом децеребрированные, характеризуются своеобразным состоянием тонуса и своеобразным состоянием возбудимости всей мышечной ткани, конечно, под влиянием оставшихся центральных образований. Эта картина обозначается словами «пластический тонус». В старой медицинской литературе это состояние обозначалось словами «восковидность», «восковидный тонус». Суть заключается в том, что животное пассивно сохраняет ту позу или то положение мышц отдельных конечностей, которое вы им придаете. Если животное лежит на спине, конечности свешены, вы поднимаете переднюю или заднюю конечность, вытягиваете ее, при этом делаете определенные, может быть один-два толчкообразных движения, и конечность остается поднятой. Вы нажимаете сверху, производите сгибание — конечность остается пассивно согнутой. Вы можете поворачивать у животного голову, можете поставить его на ноги, придавить со стороны спины — оно будет сидеть на полусогнутых конечностях; поднимете его — оно будет стоять. При этом рука исследователя чувствует, что она не встречает какого-нибудь значительного противодействия, противодействие очень ничтожное, абсолютно легко производятся пассивные движения. Вся мускулатура приобретает свойство как бы пластической массы, и потому состояние это характеризуется как восковидное, восковидная сгибаемость.

Всю эту картину характеризуют словами «пластический тонус».

У того же животного вслед за этим можно провести перерезку позади таламической области, по переднему краю четверохолмия, значит, у животного остается спинной, продолговатый и средний мозг. Тогда картина резко меняется. Вся мышечная система животного переходит в диаметрально противоположное состояние, она приобретает чрезвычайно резко выраженные упругие свойства. Вся мускулатура находится в напряженном состоянии. Если ее ощупывать, она чрезвычайно плотна. Если попытаться сделать какое-нибудь пассивное движение, то рука ваша встречает резкое сопротивление, нужно сделать большое усилие для того, чтобы вытянутую конечность согнуть или, если конечность согнута, разогнуть ее. Но как только вы произвели пассивное движение и прекратили свое усилие, конечность стремительно возвращается к своему исходному положению.

Это состояние обозначили словами «децеребрационная ригидность». Она характеризуется резко выраженными упругими свойствами мышечной ткани, причем это состояние охватывает всю мускулатуру, это общий рефлекс, это не какой-нибудь локальный рефлекс отдельной конечности, а рефлекс, охватывающий всю мускулатуру, все тело.

Приходится говорить о двух формах тонического рефлекса — тонические рефлексы с резко выраженными ригидными свойствами и тонические рефлексы с резко выраженными пластическими свойствами мышечной ткани. Следовательно, одна и та же мышца, в зависимости от иннервационных отношений, от того, с какими отделами центральной нервной системы она связана, может резко менять свои физические свойства.

Тут нам придется вернуться до некоторой степени к тому вопросу, которого я касался в прошлых лекциях, — относительно того, что у низших позвоночных, у лягушек, существует два типа поперечнополосатых мышц —

мышцы тонические и нетонические. Мы говорили, что тонические мышцы осуществляют свои сокращения в форме контрактур, в форме длительных, локальных, не распространяющихся сокращений, тогда как работа нетонических мышц характеризуется тем, что возникающее сокращение, с одной стороны, быстротечно, быстро рассеивается, с другой стороны, быстро распространяется.

Говорят еще и иначе: тонические и тетанические мышцы. У лягушек, у амфибий в одном и том же мышечном пучке мы встречаем одновременно наличие мышечных волокон двоякого характера.

В прошлый раз я старался привести вам доводы к тому, чтобы рассматривать эти тонические и нетонические мышцы как мышцы, достигшие к данному моменту различного уровня эволюционного совершенства. Эти тетанические, или нетонические, мышцы характеризуются тем, что они полностью освободились от действия химических раздражителей, они работают только под влиянием импульсов, идущих из центральной нервной системы; лишь один химический раздражитель сохранил свое действие — ацетилхолин, но действие его приурочено только к тому пункту, где нерв входит в мышечную ткань, и только если вводят его через сосудистую систему. А тонические мышцы реагируют не только на ацетилхолин, но и на ряд других химических агентов, причем достаточно лишь погрузить мышечное волокно в раствор ацетилхолина или накапать его снаружи, чтобы получить сокращение тонического типа. Такие свойства у нас сохранила мускулатура, движимая глазным нервом.

Если бы была возможность проанализировать у человека каждую мышечную группу, может быть там тоже нашлись бы такие тонические волокна, относительно примитивные, недостаточно развившиеся.

Но важно не это. Важно то, что самые совершенные мышечные волокна, нетонические, обычно не дающие контрактуры, а дающие быстрые сокращения, могут под влиянием импульсов, идущих из определенных отделов центральной нервной системы, впадать в контрактуру, давать длительное сокращение, длительно оставаться в определенном положении.

Это очень важное обстоятельство, и оно используется организмом в определенных условиях. В определенных условиях это использование может принять ненормально выраженный характер и тогда выступает как патологический симптом. Например, при некоторых заболеваниях нервной системы, в частности у некоторых душевнобольных, и, по-видимому, в тех случаях, когда подавляется деятельность высших отделов центральной нервной системы, появляется эта резкая восковидность. У таких больных, так же как у децеребрированного по переднему краю таламической области животного, вы можете получить эту способность удерживать конечности в любом положении. Вы можете на ходу остановить человека — и он будет стоять, можете поднять у него руку — он будет держать ее поднятой, можете придать ему любую позу (это наблюдается при определенных формах шизофрении). При более далеко зашедшем процессе, при углублении этого процесса, затормаживании дальнейших отделов нервной системы может выступить картина ригидности, которая выражается уже в том, что человек лежит в какой-то определенной позе или принимает определенную позу на ходу и тогда трудно вывести его конечности из того положения, в котором они находятся. Человек лежит в постели в определенной позе, и если вы пытаетесь эту позу изменить, то встречаете иногда непреодолимое сопротивление.

Для нас это важно потому, что, следовательно, различные уровни центральной нервной системы обеспечивают организму возможность исполь-

зования мускулатуры по-разному. За счет спинного мозга могут быть осуществлены различные короткие, фазические рефлекторные акты у спинального животного, но оно не может стать на конечности, не может удерживать тяжесть своего тела. Децеребрированное по переднему краю таламической области животное характеризуется тем, что какое бы положение вы ему ни придали, оно его сохраняет; наконец, децеребрированное по переднему краю четверохолмия животное впадает в состояние упругого тонуса децеребрационной ригидности.

Чрезвычайно интересно, что если вы будете проводить такую децеребрацию у различных животных, то вы увидите, что распределение такой ригидности, такого упругого тонуса неодинаково охватывает отдельные мышечные группы. По-видимому, в эволюционном процессе в зависимости от того, какие позы, какие двигательные акты являются для данного животного, для данного вида характерными, и децеребрационная ригидность приобретает определенную картину. Чрезвычайно интересно, что односторонняя децеребрационная ригидность может наблюдаться у людей в тех случаях, когда в результате кровоизлияния или какого-нибудь болезненного процесса, опухоли, абсцесса одно полушарие головного мозга является как бы отделенным от нижележащих отделов или является поврежденным. Тогда при параличе противоположной стороны тела наблюдаются явления ригидности, которые выражаются в чрезвычайно сильной контрактуре, с которой очень трудно совладать.

Но в то время, как у собаки и кошки эта децеребрационная ригидность выражается экстензией всех четырех конечностей, у человека экстензия распространяется только на нижнюю конечность, а верхняя конечность, наоборот, оказывается прижатой к груди. Если представить себе двухстороннюю картину, она напоминала бы то, что наблюдается у лягушек в определенной стадии стрихнинизации, когда обе передние конечности прижаты к груди, а задние резко экстензированы. У обезьяны децеребрационная ригидность дает иное распределение тонуса, чем у собаки и человека.

При различных заболеваниях, в частности при определенной форме шизофрении, можно наблюдать очень интересную картину кататонии. Такой случай мне пришлось видеть один раз, и он врезался мне в память. Больной среди разговора мог впасть в состояние сначала восковидного тонуса, которое затем переходило в более глубокое состояние фиксации. Бросилось в глаза, что больной обычно принимал такую позу: поворот головы несколько в сторону, руки в такой позе, что локти прижаты, а кисти вытянуты вперед и сжаты, ноги вытянуты. При ознакомлении с анамнезом оказалось, что этот больной — работник конной милиции, а поза эта была той, которую обычно принимает конный милиционер, когда едет по улице в седле. В этой позе больной и застывал. По-видимому, многократное выполнение этих двигательных актов создало определенную установку в нервной системе, благодаря которой и происходило то или иное распределение тонуса между отдельными мышцами, проявившееся при заболевании в этих патологических тонических рефлексах.

Это очень важный момент. По-видимому, определенные координационные отношения, сложившиеся, с одной стороны, в эволюционном процессе, а с другой стороны, подвергшиеся определенному перераспределению в индивидуальной жизни данного человека, приобретают уже какую-то фиксированную картину. У нормального человека это легко смывается, потому что тот же конный милиционер может принимать совершенно дру-

гую позу, сидеть иначе, пока он здоров, а в болезненном состоянии эта картина может выйти на сцену.

Это чрезвычайно важно для того, чтобы в дальнейшем нам понять то многообразие форм деятельности (исходных форм проявления двигательных актов), которые характеризуют отдельные виды животных, являются для каждого вида более или менее специфичными и рассматриваются обыкновенно как сложнорефлекторные или безусловнорефлекторные акты. Ясно, что эти безусловнорефлекторные акты, будучи врожденными и наследственно фиксированными, все-таки поддаются определенной индивидуальной перестройке, переделке и эта индивидуальная переделка, с одной стороны, носит более или менее длительный характер, а с другой стороны, по всей вероятности, может оставить след и для дальнейших наследственных изменений.

В связи с этим я должен еще раз подчеркнуть, что для тех превращений, тех изменений свойств, которые происходят в мышечной и нервной ткани как в эволюционном процессе, так и в индивидуальной жизни организма и которые приводят в конце концов к тому или иному уровню совершенства функций, характерно то, что они не являются окончательно, раз навсегда фиксированными. Легкоподвижные мышечные волокна, способные осуществлять очень быстрые сокращения и давать суперпозиции и тетанусы, мы можем наблюдать в состоянии, которое характерно для тонической мускулатуры. Следовательно, переделка происходит не в том смысле, что поддерживается существование особых мышечных групп для выполнения тонических и нетонических сокращений, а в том, что одна и та же тетаническая мышца может под влиянием разных нервных импульсов приходить в то, другое или третье состояние. Анализ физических и химических свойств мышц показывает, что в это время происходят очень резкие изменения и упруго-вязких свойств, и коллоидного состояния мускулатуры.

Теперь возникает еще следующий вопрос: каковы те условия, которые нужны для того, чтобы животное могло использовать в своей нормальной жизни различные двигательные рефлекторные акты?

Выше я уже начал говорить о статических и стато-кинетических рефлексах. Это чрезвычайно важная категория рефлексов, которая осуществляется за счет среднего мозга благодаря наличию определенных приборов в нашем внутреннем ухе, с одной стороны, и благодаря проприоцептивной иннервации, идущей из самого двигательного прибора, с другой. Эти статические рефлексы направлены на то, чтобы обеспечить животному возможность удерживать определенное соотношение между частями тела. Особенно важной является возможность поддержания определенной степени напряжения экстензорных мышц, для того чтобы спина животного, тело животного удерживалось на конечностях, а не лежало на земле (у четвероногих), а у нас — удержание определенного положения на двух конечностях и удержание равновесия. Тут требуется правильное соотношение между головой и туловищем за счет шейной мускулатуры и требуется удержание головы в определенном положении в пространстве.

Наряду с этим необходима возможность полного подавления этих рефлексов, когда нам нужно принять другое положение, сделать другое движение.

Оказывается, что эти рефлексы распадаются на две категории: рефлексы, вызываемые раздражением вестибулярного аппарата внутреннего уха, и рефлексы, вызываемые проприоцепторами шейной мускулатуры. Это разграничение очень легко проводится наблюдениями на морских свинках. У морской свинки можно легко, мгновенно выключить вестибулярный

прибор. Для этого достаточно только пипеткой капнуть две капли хлороформа в наружный слуховой проход. Ткани наружного уха и барабанной перепонки настолько проницаемы для хлороформа, что в течение одной-двух минут хлороформ проникает в вестибулярный аппарат и его наркотизирует. Тогда животное теряет те рефлексы, которые вызываются раздражением полукружных каналов и статолитового прибора. Но остаются неизмененными рефлексы, идущие от шейной мускулатуры. Тогда мы можем наблюдать такую чрезвычайно интересную картину: нормальную свинку очень трудно удержать в положении на спине, если вы ее положите на спину, она сразу же возвращается в исходное положение — на четырех конечностях; если вы попробуете взять свинку за мордочку и повернуть мордочку вокруг продольной оси, она позволяет загнуть, перегнуть шею, но не ложится на бок. Но если вы ввели свинке хлороформ в слуховой проход и выключили статолитовый прибор, она превращается буквально в палку: голова, шея, туловище составляют одну прямую линию и вы можете без всякого труда, взяв за мордочку, заставить свинку три, четыре, пять раз повернуться вокруг продольной оси, вы можете повернуть ее на спину — она будет лежать на спине.

Таким образом, расчленяются рефлексы вестибулярные и рефлексы с шейной мускулатуры.

Если же перерезать у свинки задние корешки трех пар верхних шейных нервов, наступает обратная картина: вы можете совершенно свободно вертеть голову вокруг продольной оси, менять соотношение между головой и туловищем, но сохраняются рефлексы удержания головы в пространстве.

Таким образом, есть возможность проанализировать эти статические рефлексы и выяснить, какие из них обусловлены проприоцептивной чувствительностью двигательного прибора, а какие — проприоцептивной же чувствительностью, но статолитового прибора — прибора, находящегося в вестибулярном аппарате внутреннего уха.

Чрезвычайно важно, что эти рефлексы являются нормальными, обеспечивающими нам удержание определенных положений в пространстве и определенного соотношения между головой и туловищем.

Мы отличаемся от свинки во многом, но, кроме всего прочего, еще и тем, что мы чрезвычайно легко подавляем эти рефлексы, мы можем заставить их не мешать нам принять нужное нам положение и выполнять двигательные акты, исходя из новых и новых положений: лежа на спине, на бегу, держа голову наклоненной и т. д.

Управление этими рефлекторными актами, подчинение их коре головного мозга представляет собой чрезвычайно важный момент в развитии всех деятельностей большинства животных и в особенности человека. Мы знаем, что уже у обезьян эти рефлексы в значительной степени подавляются. Обезьяна может лежать и на спине, и на боку, может висеть на деревьях, зацепившись одной задней лапой, головой вниз, но это не значит, что у нее нет этих рефлексов, — она ими может управлять, может подчинять их действие влиянию коры.

Таковы основные механизмы деятельности центральной нервной системы, которые заложены в высокоорганизованной нервной системе позвоночных животных, но которые представляют очень значительное количественное различие и используются различными животными в различной степени и в различной форме.

Чрезвычайно существенным является то, что все эти координационные акты основаны на общих механизмах, на сравнительно ограниченном числе общих механизмов, но эти механизмы используются дальше в совер-

шенно различной форме, в зависимости от тех условий, в которых протекает жизнь целого вида, и даже в зависимости от условий, в которых протекает жизнь данного индивидуума. Эти основные механизмы могут в значительной степени разнообразиться и разнообразно использоваться, с одной стороны, давая наследственно фиксируемые сложные координационные отношения, а с другой стороны, оставляя возможность выполнения новых двигательных актов и приобретения новых двигательных навыков, которых нет у представителей другого вида и которых может не быть у представителей того же вида, рядом живущих.

На этом и основано то многообразие форм деятельности человека, которое выявляется в трудовой деятельности и во всех других формах деятельности человека.

Задачу следующей нашей лекции и должно составить выяснение уже некоторых более детальных механизмов, что даст нам возможность понять, как осуществились и за счет чего возникли те сложные формы деятельности, которые приходится наблюдать у отдельных видов. Сюда относится вся та совокупность так называемых безусловных реакций, о которых говорил И. П. Павлов и которые составляют фонд, на котором строятся за счет выработки временных связей и образования условных рефлексов новые и новые формы деятельности.

Тут только нужно помнить, что и там, где мы имеем дело с нетронутым животным, с животным, у которого мы не вырезали никакого отдела центральной нервной системы и не производили никаких перерезок, никогда, начиная с первых дней жизни, мы не имеем дела с чисто безусловными рефлексами. Это просто наш упрощенный способ выражения, когда мы какую-нибудь деятельность, наблюдаемую у животного без нашего вмешательства, называем безусловным рефлексом или совокупностью безусловных рефлексов. Это, конечно, всегда совокупность безусловных рефлексов и тех условных рефлексов, которые выработались в предыдущей жизни данного индивидуума. Недаром И. П. Павлов все условные рефлексы делил на две группы: на группу искусственных условных рефлексов и группу натуральных рефлексов. Те условные рефлексы, которые мы вырабатываем в лаборатории, умышленно подгоняя какой-нибудь индифферентный раздражитель к какому-нибудь рефлекторному акту, — это искусственные условные рефлексы. Но ведь каждый безусловный рефлекс в течение жизни животного совпадал с каким-либо одним, другим, третьим, с десятком, с тысячью раздражителей, которые непрерывно падают из внешней среды, и в результате этого те раздражения, которые систематически, упорно, постоянно совпадают с какими-нибудь безусловными рефлексами, приобретают значение натуральных, или естественных, условных рефлексов. Часть из них потом отсеивается, затормаживается различными видами внутреннего торможения, но значительное число сохраняется, и поэтому каждый безусловный рефлекс с первого дня жизни животного начинает, как говорят, обрастать или дополняться массой натуральных рефлексов, которые естественно возникают в силу того, что животное подвергается различным раздражителям и происходит совпадение во времени, сочетание различных раздражителей с теми или иными врожденными актами.

Поэтому картина, которую мы наблюдаем у собаки без полушарий, например с искусственно вырезанными большими полушариями, отражает действительно безусловный фонд деятельности нервной системы. У нормального же животного мы никогда не можем иметь дело с чистыми безусловными рефлексами, потому что они всегда дополнены массой условных рефлексов. К этим условным рефлексам мы можем прибавлять допол-

нительно, вырабатывая по нашему произволу, искусственные рефлексы, создавая умышленно те или иные совпадения.

Это обстоятельство в высшей степени важно. Для развития нервной деятельности того или иного вида чрезвычайно существенным является вопрос, в какой момент индивидуального развития, онтогенеза начинается активное воздействие на него внешней среды.

Мы делим всех животных на две большие категории — зрелорождающихся и незрелорождающихся. Одни животные уже внутри яйца, во внутриутробной жизни достигают довольно большой зрелости и попадают под влияние внешней среды, родившись или вылупившись из яйца уже вполне сформировавшимися, и им остается только приобретать новые условные рефлексы, а другие рождаются на свет еще несозревшими, еще не все безусловные рефлексы у них возникли и развились, а уже на них действует внешняя среда и устанавливает временные связи с теми реакциями, которые имеются уже налицо или которые вот-вот только развиваются, и в зависимости от этого вся безусловнорефлекторная деятельность уже дальше протекает иначе, чем она протекала бы, если бы животное было ограждено от влияния внешней среды.

Этот «переплет», который создается между врожденными рефлексами и наслаивающимися на них условными рефлексами, «переплет» не простого суммирования, накладывания друг на друга, а проникновения друг в друга и взаимного влияния, представляет чрезвычайно важную сторону физиологии нервной системы и не менее важную сторону биологического процесса приспособления тех или иных видов к тем условиям существования, в которых они должны жить.

ЛЕКЦИЯ СЕДЬМАЯ

Товарищи, большую роль в трактовке физиологического материала играют понятия интеграции и координации. Не следует эти два понятия смешивать. Понятие интеграции обозначает известную обобщенность, объединенность всех явлений, происходящих в организме, и интегративная роль, интегративная функция центральной нервной системы заключается в том, что все части организма объединены в одно целое, что организм не является конгломератом частей, а чем-то целостным, в котором все части согласованно работают.

Что же касается слова «координация», то оно означает те механизмы, которые обеспечивают возможность этим отдельным частям, интегративно объединенным, не препятствовать друг другу в работе, а наоборот, создавать какие-то определенные систематизированные функции, обеспечивать определенную слаженность, при которой функции отдельных частей, входящих в общий комплекс, являются вполне соответствующими тем условиям, в которых в данный момент находится живой организм.

Мы с вами до некоторой степени разъяснили те механизмы, которые лежат в основе координации, договорились, что понимать под одновременной, или симультанной, координацией и что понимать под последовательной, или сукцессивной, координацией. Симультанная координация направлена на то, чтобы в данный отрезок времени все функции были определенным образом распределены между отдельными частями организма; сукцессивная координация направлена на то, чтобы от момента к моменту последовательно явления складывались бы в определенно согласованные цепи.

Вместе с тем мы выяснили, что эта координация носит чисто функциональный характер, что нельзя себе представить, чтобы раз навсегда фиксированные отношения были неизменными. И в самом деле, организм живет в постоянно меняющейся среде, в этой изменчивой среде от мгновения к мгновению организму приходится приспосабливаться к новым отношениям, и в связи с этим координационные отношения должны быть достаточно пластичными для того, чтобы не происходило больших противоречий между требованиями среды, воздействиями среды и ответными реакциями организма; в противном случае, конечно, организмы, не приспосабливающиеся к среде, должны были бы страдать и, может быть, даже погибать.

Я старался внушить вам ту мысль, что центральная нервная система млекопитающих и других высокоорганизованных животных, птиц, даже амфибий, представляет собой до известной степени диффузную нервную систему — диффузную не в морфологическом смысле, а в том смысле, что имеется возможность свободного распространения возбудительного и тормозного процессов по всем отделам центральной нервной системы и координация основана не на том, что созданы какие-то раз навсегда установленные рефлекторные аппараты, а существует единый рефлекторный аппарат очень большой сложности, многоэтажный, со свободной возможностью распространения возбуждения из одного уголка центральной нервной системы в другие. Но в результате определенных функциональных соотношений па базе определенного взаимоотношения двух основных нервных процессов — процесса возбуждения и процесса торможения — устанавливаются функциональные координационные отношения, которые могут изменяться.

Как это подчеркивалось целым рядом авторов, а в особенности четко и ясно формулировано было И. П. Павловым, приходится считаться с определенными наследственно фиксированными координационными отношениями, с огромным фондом безусловных рефлексов, наследственно передающихся и характеризующих данный вид, и, с другой стороны, с приобретенными реакциями, приобретенными координационными отношениями, возникающими в личной жизни каждого отдельного индивидуума и направленными на то, чтобы обеспечить уже наиболее тонкое, наиболее совершенное приспособление организма именно к тем условиям, в которые данный индивидуум попал. Из этого явствует, что картина эта является результатом чрезвычайно сложных и длительных переделок, приспособлений, и мы должны найти пути для того, чтобы понять эти механизмы формирования координационных отношений и понять пути, по которым сложилось видовое и индивидуальное приспособление организма к внешней среде.

Тут, конечно, приходится резко различать весь животный мир и человеческие существа. Человеческие существа, конечно, резко выделились из остального животного мира, и в настоящее время даже наивысшие представители антропоидов так резко отстают в своем развитии, в своих возможностях от человеческих организмов, что никому не придет в голову отождествлять, эти две большие группы живых существ. Для понимания эволюционного процесса у нас имеется очень много данных, касающихся всего животного царства, до антропоидов включительно, и не хватает данных для перехода от антропоидов к человеку, потому что непосредственных предков человеческих существ мы в настоящее время в животном царстве не встречаем.

Существенное отличие человеческих организмов от всего остального животного царства, как мы знаем, заключается в том, что люди подвер-

жены не только влияниям природной среды, но и социальной среды. Люди, общаясь друг с другом, выработали определенные общественные отношения, которые решающим образом влияют на различные поведенческие формы человека, придают им совершенно особенную специфику и эта специфика отражается не только на индивидуальной жизни каждого данного организма, но и на определенной последовательности развития поведенческих форм.

Дальше возникает необходимость различать две группы живых организмов: с одной стороны, представителей животного царства, которые в своем эмбриональном развитии достигают полной выработки всего того наследственного фонда, которым они располагают, полного развития и которых мы называем зрелорождающимися, и, с другой стороны, категорию, которая в своем эмбриональном развитии не достигает окончательной стадии и родится, попадает под влияние внешней среды еще не вполне сформировавшейся. В процессе дальнейшего, уже постнатального и внеяйцевого онтогенеза еще идет развитие наследственно обусловленных рефлекторных актов. Если эти рефлекторные акты формируются и развиваются, уже подвергаясь действию внешней среды, в это время может быть в большей или меньшей степени выражена способность образовывать новые рефлексы по принципу временной связи, и, следовательно, врожденные, еще не вполне сформировавшиеся рефлексы подпадают под модифицирующее влияние приобретенных реакций. Таким образом, происходит известная индивидуальная перестройка даже врожденных рефлекторных актов.

Если к этому прибавить, что при повторном возникновении одних и тех же условий, при повторном возникновении из поколения в поколение одних и тех же новых, приобретенных индивидуальных рефлексов происходит одинаковая перестройка врожденного рефлекторного фонда у этих незрелорождающихся организмов, то можно себе представить и нужно себе представить, что и сама наследственная передача будет модифицирована. Не то чтобы непременно каждый индивидуальный рефлекс полностью передавался, но он будет так видоизменять ход развития врожденных рефлекторных актов, что они непосредственно будут передаваться уже в новой форме.

Следовательно, общим для всего животного царства явлением будет то, что в эволюционном процессе все время будет накапливаться определенный наследственный фонд, резко меняющийся и ведущий к тому, что осуществляется известная дивергенция этих рефлекторных актов, наблюдается развитие новых и новых видов со своими особенностями поведения и особенностями реакций на внешние раздражения.

Конечно, все это остается в полной мере относящимся и к человеку. Человек наследственно получает определенный фонд координационных отношений, у человека как особо незрелорождающегося существа (человек родится наименее сформировавшимся) наследственный фонд претерпевает наиболее резкие изменения под влиянием внешней среды, следовательно, продолжается процесс биологического приспособления к новым и новым условиям.

Но все это недостаточно для понимания человеческого поведения и человеческой способности приспособляться к влияниям внешней среды. У человека, как разъяснил И. П. Павлов, сложились две системы сигналов для деятельности, сигналов внешней среды, именно: первая сигнальная система, из раздражителей природной среды, и затем специализированная, словесная система сигналов, генерируемых человеческими организмами. Благодаря последней создалась возможность не только передачи по на-

следству определенных биологических признаков, но и накопления человеческого опыта.

Благодаря способности речи установилась возможность обмена мнениями и опытом между отдельными индивидуумами. Это есть необходимое условие для социальных отношений и вместе с тем это обеспечивает человеческим организмам возможность передавать из поколения в поколение навыки, знания, умения, анализ окружающей среды и свои реакции на действие внешней среды, что совершенно несвойственно животным.

Если мы с вами сейчас припомним то, что было лет сорок тому назад, и то, что имеет место сейчас, то вы сразу оцените те огромные возможности, которыми мы располагаем сейчас, по сравнению с тем, чем мы располагали раньше. Возьмите все развитие техники за последние сорок лет, взаимоотношения между наукой и техникой, способы общения людей между собой, и вам станет ясно, что этот процесс все больше и больше ускоряется, обеспечивает все новые и новые темпы воздействия людей друг на друга, установление опыта на данном отрезке времени и передачу этого опыта различными способами следующим поколениям.

Если тысячи лет тому назад только путем устной речи могли передаваться влияния от одного поколения к другому, потом развились способы песнопений, рапсодий и т. д., где опыт передавался из поколения в поколение устной речью, устной музыкой, то с развитием письменности создалась возможность передачи не от одного поколения к следующему, а через сотни и тысячи лет. Мы имеем возможность читать клинопись, читать египетские иероглифы, отпечатки на камнях в виде той или иной письменности, созданной человечеством на различных этапах развития. А сейчас мы можем не только оставлять письменные документы. но существует техника, обеспечивающая возможность передачи через аппаратуру и человеческого голоса и человеческого слова, и всевозможные другие способы передачи опыта из поколения в поколение и объединения всего человечества, проживающего в разных местах земного шара.

Это обстоятельство чрезвычайно важно, и нам при изучении эволюционной физиологии, конечно, все время нужно строго различать чисто биологический процесс перестройки координационных отношений и процесс, основанный на использовании высшей способности человеческих организмов, речевого общения, устного или письменного. От того, что мы переняли от древних египтян или греков тот или иной наследственный опыт, не меняются наши биологические свойства, но мы можем научиться выполнению новых и новых актов, мы меняем наши координационные отношения, мы вырабатываем определенные трудовые процессы, и тут уже между биологической стороной и влиянием социального фактора устанавливаются новые соотношения, где эта вторая сторона является доминирующей.

Если бы анатому поручили сравнить кисть руки пианиста и скрипача, то он нашел бы, может быть, какие-нибудь небольшие различия, но все-таки рука скрипача и рука пианиста — это та же рука, как и рука хирурга, с ничтожными, может быть, отличиями. Но координационная деятельность, работа, которую выполняет пианист, и работа, которую выполняет скрипач, очень резко отличаются одна от другой. Значит, здесь речь идет о выработке новых координационных отношений, новых приемов, индивидуально характеризующих тот или другой организм, несмотря на общность видовых качеств.

После этих общих замечаний разрешите перейти к вопросу о том, как мы разбираемся в прогрессивном изменении деятельности организмов, ко-

торое характеризует, с одной стороны, эволюционное развитие, с другой стороны, историческое развитие человека. Тут чрезвычайно важно, что, несмотря на огромную пропасть, лежащую между этими явлениями, их необходимо рассматривать вместе и при этом обнаруживаются известные общие механизмы, характеризующие особенности нервной системы позвоночных животных.

Я здесь имел уже случай говорить, что, как И. П. Павлов неоднократно подчеркивал, выработка приобретенных индивидуальных условных рефлексов открывает нам возможность взглянуть на то, как формировались в эволюционном процессе рефлекторные акты и координационные отношения. Изучая условный рефлекс, мы изучаем рефлекторный акт с момента его возникновения и в процессе его дальнейшего развития и совершенствования. Павлов показал, что сначала образуется генерализованный условный рефлекс, во временную связь вступает не только какой-нибудь один, а целая группа раздражителей, затем происходит известная концентрация, потом, благодаря тому, что один раздражитель совпадает, а другие не совпадают с безусловной деятельностью, устанавливается процесс дифференцировки. Обнаруживается целый ряд моментов, которые позволяют проследить не только за образованием условной связи, но и за ее усовершенствованием, уточнением, и, таким образом, процесс индивидуального приспособления животных организмов к воздействию внешней среды становится вполне доступным нашему пониманию. А это, как думал сам Иван Петрович и как думают многие из его учеников, является ключом к пониманию того, как формировались вообще рефлексы на более длительном отрезке времени в процессе эволюционного развития.

Возникает вопрос: как же это положение проверить и можно ли его проверить? Как я уже здесь подчеркивал, эволюционная физиология опирается на изучение однородных рефлекторных актов, различно протекающих у различных видов в результате того, что их развитие проходило в различных условиях, и на изучение развития их рефлекторной деятельности в онтогенезе. Из сопоставления материалов, полученных этими приемами исследования, и сопоставления их с изучением условнорефлекторной деятельности мы в конце концов получаем уже довольно ясные картины, как складываются координационные отношения при наличии диффузной, по существу, нервной системы, допускающей безграничное перераспределение очагов возбуждения и торможения, их неуклонное и неустанное изменение от момента к моменту и приспособление в каждую данную секунду к тем условиям, которые сейчас имеют место.

Позвольте остановиться на некоторых примерах, которые иллюстрируют это положение. Существуют факты, которые, являясь частными фактами, вместе с тем дают нам возможность проникнуть в сущность некоторых явлений.

Вы хорошо знаете, что еще в середине прошлого столетия началось изучение рефлекторных актов у лягушки. Пфлюгером были изучены рефлекторные ответы спинальной лягушки на нанесение химического раздражения на различные участки тела. Эти рефлекторные акты оказались до такой степени тонко согласованными с характером раздражения, что Пфлюгер заговорил о «спинномозговой душе». «Спинномозговая душа», конечно, давно забыта, а те координационные механизмы, которые лежат в основе специализированных ответов мускулатуры лягушки на нанесение химических раздражителей на тот или иной участок тела, в настоящее время уже очень тщательно проанализированы.

Вслед за этим был выработан прием измерения скорости рефлекторного акта, скорости реакции — тюрковский метод, всем вам хорошо известный. Лапка лягушки погружается в кислоту, и измеряется время, которое нужно для того, чтобы лягушка вытащила лапку из кислоты (старый, известный прием, проделываемый во всех практикумах).

Вы знаете, что на основе этого тюрковского метода Сеченов в свое время показал, что под влиянием раздражения таламической области, межуточного мозга может наступить замедление этой реакции или даже полное ее исчезновение, на основе чего Сеченов и заговорил о центральном торможении, о торможении спинальных рефлексов со стороны межуточного мозга.

Но факт, на который я хочу обратить ваше внимание, был получен через год или два после опубликования И. М. Сеченовым этой его работы, нашим выдающимся биохимиком А. Я. Данилевским. Вы все знаете это имя. Данилевских было два брата: один был чистый физиолог, работавший в Харькове, другой — биохимик, работавший сначала в Харькове, потом в Казани, затем в Военно-медицинской академии в Ленинграде. Будучи биохимиком, А. Я. Данилевский один год замещал профессора фармакологии, который уехал в заграничную командировку для усовершенствования, и читал курс фармакологии.

Демонстрируя опыты, биохимик Данилевский заинтересовался этим измерением рефлексов по Тюрку. Он обратил внимание на один маленький, но чрезвычайно важный факт, именно на то, что рефлекс этот складывается из двух отдельных рефлексов. В тот момент, когда лапка только погружается в раствор кислоты, происходит небольшое движение стопы с очень коротким латентным периодом. Вслед за этим, с более длинным латентным периодом происходит уже массивный рефлекторный акт, сгибательный рефлекс, вытаскивание лапки из кислоты. Вероятно, этот мелкий факт видел и Сеченов, и еще ранее Тюрк, но они ему не придали значения.

Данилевский стал перерезать различные пути в спинном мозгу и расчленил эти два рефлекса. Оказалось, что рефлексы эти проводятся по спинному мозгу к высшим отделам через различные проводящие пути. Данилевский и характеризовал один рефлекс — отдергивание стопы — как тактильный рефлекс, а другой обозначил как страстный рефлекс. Термины, может быть, не очень подходящие, но во всяком случае характерные в том отношении, что в одном случае речь идет о строго локализированном рефлексе в ответ на раздражение (на слабое раздражение), а в другом — о массивном рефлексе, вовлекающем большую группу мышц и при известной длительности раздражения переходящем в общее движение всего тела лягушки.

Интересно, что Данилевский в дальнейшем стал погружать лапку лягушки не в кислоту, а в воду, и оказалось, что тактильный рефлекс не связан с химическим раздражением рецепторов, а связан именно с прикосновением к воде. Это явление было описано Данилевским в 1865 или 1866 г. прошлого столетия и было начисто забыто. Подавляющее большинство физиологов, не только зарубежных, но и наших, этого факта не знает и не считается с ним.

Между тем уже в нынешнем столетии, начиная с 1901—1905 гг., английский невропатолог Хэд, изучая случаи повреждения периферических нервов у профессиональных рабочих, следя за реституцией чувствительности, обнаружил, что восстановление чувствительности идет очень неравномерно: одни виды чувствительности восстанавливаются быстро, другие чрезвычайно медленно.

Ввиду того что нельзя было полностью полагаться на показания пациентов, во многих случаях заинтересованных в том, чтобы затянуть свою болезнь, не слишком скоро говорить о полном восстановлении чувствительности, и, с другой стороны, ввиду того что они были недостаточно интеллигентны, чтобы давать правильные показания, Хэд проделал эксперимент на себе самом. Он попросил хирурга перерезать у него кожные веточки лучевого нерва (rami superficialis, n. radialis) приблизительно около локтевого сустава; таким образом, происходит выключение кожной чувствительности на лучевой поверхности предплечья и кисти (охватывается весь большой палец, половина указательного пальца и затем полоса по лучевой поверхности предплечья). После перерезки наступает полная потеря чувствительности в этом участке. Но так как нерв после перерезки был тщательно сшит, то на протяжении многих месяцев и лет шла регенерация нерва и реституция чувствительности.

На основании этих наблюдений Хэд высказался в том смысле, что надо признать в кожной чувствительности два резко различающихся вида: реституция одного вида чувствительности наступает уже через 3—4 месяца на всем этом участке, а к 6—8 месяцам уже даже никаких следов отсутствия чувствительности этих участков не остается, а между тем тактильных раздражений этот участок кожи не воспринимает. Если прикасаться к этому участку кожи ватным тампоном, или кисточкой, или каким-нибудь легким предметом, то больной при завязанных глазах ничего не чувствует. Однако если колоть булавкой, как это делают невропатологи при испытаниях рефлексов, то укол булавкой вызывает чрезвычайно резкую боль, от которой взрослый мужчина, сам себя подвергший эксперименту, не может удержать крика, вздрагивает всем телом и осуществляет огромную массивную реакцию с участием всей мускулатуры, генерализованную реакцию.

Такое состояние болевой чувствительности, которое возникает через несколько месяцев после сшивания перерезанного нерва и длится на протяжении многих лет, Хэд обозначил словами «протопатическая чувствительность».

С течением времени область этой протопатической чувствительности суживается и только к концу пяти лет полностью перекрывается вновь возникшей тактильной чувствительностью, которая характерна для нормального человека. По мере того как постепенно суживается от периферии к центру поле этой области, появляется чувствительность к простому прикосновению, резко умеряется боль и резко умеряется генерализованность ответной реакции.

Хэд и заговорил о протопатической и эпикритической чувствительности. Он высказал предположение, что одна чувствительность — протопатическая — является эволюционно более древней, а эпикритическая — эволюционно позже возникшей, наслоившейся на протопатическую чувствительность и уложившей ее в известные рамки.

Такое толкование, конечно, не может быть категорически утверждаемо, но для того чтобы признать это, есть известные данные.

Но вот что чрезвычайно важно: эти наблюдения Хэда, так же как наблюдения Данилевского над рефлексами у лягушки, свидетельствуют о том, что со стороны кожной поверхности идут две системы афферентных волокон, которые дают ощущения различного характера и вместе с тем находятся в определенном взаимодействии. Протопатическая, болевая чувствительность, характеризующаяся чрезвычайно резко выраженной болью и вместе с тем генерализованными ответными реакциями, вклю-

чающими даже крик, умеряется под влиянием эпикритической чувствительности.

Но что еще важно в этих наблюдениях Хэда? Оказалось, что после трех или четырех месяцев от сшивания нерва, в то время, когда реституировалась протонатическая чувствительность, но еще нет эпикритической чувствительности, укол булавкой в этом участке не только вызывает сильную боль, не только вызывает распространенную двигательную реакцию, но еще характеризуется невозможностью для человека сказать, где ему больно. Его колют в определенное место булавкой, а он при закрытых глазах не может сказать, где у него болит. Он испытывает боль, но не локализирует ее, и, что особенно интересно, если наряду с этим прикоснуться волоском или ватным тампоном к нормальному участку кожи, то больной относит болевое ощущение к тому месту, где прикасаются тампоном, хотя колют его совсем в другом месте.

Следовательно, взаимоотношение между этими двумя системами характеризуется не только тем, что одна умеряет другую, ограничивает ответную реакцию, а еще и тем, что она обеспечивает возможность локализации ощущения на том участке, где происходит повреждающее действие. Этот момент чрезвычайно важен, потому что мы тут встречаемся с одним из основных фактов физиологии нервной системы — с взаимодействием афферентных систем, которое носит очень разнообразный, разносторонний характер и с которым придется считаться всегда, когда мы будем изучать те или иные рефлекторные акты в их формировании, в их складывании.

Исходя из тех соображений, которые я вам сообщил, мы предприняли несколько лет тому назад попытку систематического изучения формирования рефлекторных актов в процессе онтогенеза. Эти работы проводились в Колтушском институте. Основными работниками были А. А. Волохов, Г. А. Образцова, А. В. Войно-Ясенецкий. Тут чрезвычайный интерес заключается в том, чтобы проследить, насколько возможно, шаг за шагом, появление тех или иных рефлекторных актов и их перестройку в процессе развития. Нельзя себе представить дело так, что возник один рефлекс, к нему приклеился другой, третий, четвертый и т. д. Дело, конечно, идет не так, а появляются отдельные рефлекторные акты, их число действительно умножается по мере развития, но вместе с тем это увеличение связано с известной перестройкой, известной переделкой. Возникающие рефлекторные акты вступают друг с другом в определенное взаимоотношение. В зависимости от того, что возникает, включаются в дело все новые и новые афферентные системы, новые рецепторы, они посылают по новым и новым путям импульсы в центральную нервную систему, центральная нервная система прогрессирует в своем развитии и обеспечивает возможность распространения возбудительного процесса не только через низшие отделы, но и через более высокие отделы, пока наконец не сформируется тот или иной уровень рефлекторных взаимоотношений.

Подавляющее большинство тех лабораторных животных, с которыми нам приходится иметь дело, является незрелорождающимися, но эта степень незрелорождаемости неодинакова. Морская свинка родится почти полностью сформированной, так что ее можно отнести скорее уже к зрелорождающимся. Кролик — незрелорождающийся, у него еще значительная часть рефлекторных актов формируется в постнатальной жизни.

Я должен сказать, что не мы первые занимаемся изучением развития рефлекторных актов в онтогенезе, эти работы делались и за границей,

но нам важно было самим получить полную картину того, что происходит, для того чтобы построить свои взгляды и сделать выводы из своего, а не чужого фактического материала.

Я не могу излагать всех подробностей методики и полученных результатов, это потребовало бы очень много времени и даже не нужно по ходу дела, но коротко остановлюсь на этих работах. Технически опыт осуществлялся таким образом, что беременное животное, с эмбрионами того возраста, когда их можно подвергнуть наблюдению, погружалось под легким наркозом в ванну так, чтобы задняя половина тела находилась под солевым раствором. В этих условиях делается разрез брюшной стенки, матка выводится в теплый рингеровский раствор, затем делается надрез над каждым яйцом и тот или иной эмбрион извлекается наружу. Он остается на пуповине, дыхание его осуществляется нормальным порядком, он находится в жидкой среде, так же как в нормальных условиях развития, и есть возможность вести наблюдение над его рефлекторными актами, над ответом его на различные раздражения.

Вот как в общих чертах складывается это развитие.

Конечно, в первую очередь, были испытаны влияния кожных раздражений, раздражений, наносимых на различные участки кожной поверхности. Обнаружилось, что в первую очередь развиваются и выявляются рефлекторные акты с передней половины головы, с мордочки. Это стоит, конечно, в связи с тем, что и анатомически наиболее рано развивающимся нервом является n. trigeminus. Вся область n. trigemini на очень ранних стадиях эмбрионального развития включается в деятельность, и раздражениями различных участков мордочки можно вызвать отдельные рефлекторные акты.

Вы, вероятно, знаете, что при изучении кожной чувствительности у человека применяются так называемые волоски и щетинки Фрея. Это небольшие отрезки волос разной толщины. Степень раздражения, создаваемую волоском, определяют градуированием при помощи торсионных весов в тот момент, когда начинается сгибание волоска. Таким образом, имеется несколько номеров волосков и несколько номеров более грубых раздражителей — щетинок.

На тактильные раздражения первоначально получаются небольшие локальные движения. Если прикасаться к мордочке эмбриона крольчонка, то наступает небольшое вздрагивание шейной мускулатуры, небольшое движение головки. Затем, по мере развития эмбриона, расширяется рефлексогенное поле (рефлексогенным полем мы называем тот участок кожи, с которого может быть вызван рефлекс). Постепенно начинает появляться локальная реакция не только со стороны тригеминальной области, но и со стороны передних метамеров спинного мозга: передней конечности, затем начинают включаться и задние конечности. Очевидно, появляются очагово сформировавшиеся участки в спинном мозгу и в продолговатом мозгу, раздражение которых дает отдельные локальные рефлексы.

Но очень скоро, опять-таки на ранних этапах эмбрионального развития, эти очаги объединяются, получается уже сплошная масса центральной нервной системы, способной осуществлять рефлекторные акты. Это выражается в том, что вместо отдельных локальных, местных рефлексов получается обобщенная реакция, на раздражение любого участка кожи эмбрион отвечает общим движением всего тела. Это движение носит сначала характер короткого вздрагивания. На более позднем этапе это короткое вздрагивание начинает сопровождаться общей тониче-

ской реакцией. Вся мускулатура животного приходит в сокращенное состояние, получается резкая экстензия конечностей, закидывание головы в сторону спинки, и такое напряженное состояние всей мускулатуры держится в течение нескольких секунд — более или менее длительная реакция.

Таким образом, генерализованная реакция сохраняет двойственный характер: тоническому эффекту могут предшествовать общие вздрагивания (можно уловить этот момент), а иногда может наблюдаться такая картина, что тоническая реакция заканчивается, сопровождаясь коротким вздрагиванием.

На более позднем этапе развития эта генерализованная реакция сменяется опять-таки уже специализированными рефлекторными актами, причем эти вновь возникающие специализированные рефлексы несколько отличаются от тех первоначальных реакций, которые наблюдаются на самом раннем этапе развития эмбриона.

Если наблюдать изо дня в день развитие рефлекторных актов, то можно обнаружить вместо простых локальных эффектов, которые предшествуют тонической фазе или генерализованной фазе, формирование специальных рефлекторных актов, которые в какой-то определенной последовательности появляются, затем сопровождаются новыми и новыми актами. Среди них А. А. Волохову удалось обнаружить следующую группу рефлексов (это, конечно, далеко не все рефлексы, которые были изучены). Еще в эмбриональном периоде у кролика появляется рефлекс, который назвали умывательным рефлексом, выражался он движением лапки около мордочки. Первоначальный локальный рефлекс — вздрагивание шеи, головы или сокращение передней конечности, а тут вы имеете уже определенное движение лапой около мордочки. Затем появляется рефлекс чесательный. Раздражают определенный участок кожи — задняя конечность начинает осуществлять ритмическое движение. В этом чесательном рефлексе удается уловить две фазы: тоническую и ритмическую. Ритмическая возникает несколько позже, чем тоническая. Сначала получается тоническое движение к тому месту, которое раздражается, а несколько позже эти тонические формы сменяются ритмическими движениями чесания. Затем появляется рефлекс отряхивания. Если раздражать область спинки между лопатками, то происходит отряхивательное движение.

Так постепенно развиваются специализированные рефлексы, имеющие определенную рефлексогенную зону. Тут речь уже идет не о том, что где-то, какой-то пучок нервов проводит возбуждение и возникает какая-то локальная реакция, а вы получаете специализированный вид деятельности, исходящий из определенной рефлексогенной зоны. Это очень важный момент.

Дальше начинают формироваться и специальные координационные отношения. Мы хорошо знаем реципрокную иннервацию антагонистических мышц. Тут приходится считаться с антагонистами, которые управляют движениями в определенном суставе, — сгибателями и разгибателями, аддукторами и абдукторами. Оказывается, что эти реципрокные отношения внутри одной конечности, характеризующие возможность осуществления сгибательного или разгибательного рефлекса, рефлекса приведения и отведения, складываются еще в эмбриональной жизни и у эмбриона среднего уровня развития эти отношения уже имеют место.

Другое дело — определенные координационные отношения между конечностями. Вы знаете, что четвероногим животным свойственны,

грубо говоря, два вида локомоции: один — с альтернирующей походкой, где правая и левая конечности в попеременном порядке осуществляют сгибание и разгибание, другой — прыгательный вид локомоции, где в альтернирующем порядке сокращаются, сгибаются и разгибаются передние и задние конечности и существует определенная координация между плечевым и тазовым поясами. Это координация, это использование принципа реципрокной иннервации антагонистов развивается уже в эмбриональный период у большинства животных, по крайней мере у кролика.

Интересный момент заключается в том, что наряду с выявлением новых и новых рефлекторных актов удается констатировать известные изменения порогов чувствительности. С тех участков кожи, с которых сначала можно было вызвать рефлекс лишь щетинками Фрея, т. е. сравнительно грубым раздражением, потом уже можно получать рефлекторные реакции путем раздражения волосками Фрея, причем волоски могут быть различными, так что можно ясно уловить изменения порогов возбудимости.

Я не буду останавливаться на всех деталях — в какие сроки, в какие дни развиваются те или иные отношения, — но факт то, что определенные рефлекторные акты начинают закладываться и выявляться уже в эмбриональной жизни но достигают полного, окончательного развития лишь в первые дни постнатальной жизни. Таким образом, тут ясна картина недостаточного развития у многих животных, у незрелорождающихся, всех тех рефлекторных возможностей, которые окончательно складываются только в постнатальной жизни.

Дальше, вы знаете, что многие из наших лабораторных животных родятся слепыми. Прозревание происходит на каком-то определенном дне постнатальной жизни — восьмом, девятом, десятом, в зависимости от того, с каким видом мы имеем дело, и тогда включается такая могучая афферентная система, как зрительная. Этот момент является в высшей степени важным, потому что целый ряд рефлекторных актов возникает уже в этот период и все они подпадают под действие важнейших раздражителей, действующих на расстоянии.

Мы ведь, по примеру Шеррингтона, различаем раздражители контактные и дистантные. Контактные — это те, которые воздействуют непосредственно на тело организма путем прикосновения в той или иной форме; дистантные — действующие на расстоянии, сюда относятся раздражения светом и звуком.

Чрезвычайно важно знать, у какого животного когда начинает функционировать та или иная дистантная система: у многих животных только на восьмой—десятый день, а некоторые рождаются уже зрячими. Морская свинка рождается зрячей, период беременности у нее достаточно длинный — около 60 дней, и за это время все рефлекторные акты оказываются более или менее сформированными, так что в последующий постнатальный период ничего нового уловить не удается. Кролики же, щенята, котята рождаются слепыми, прозревают только через несколько дней после рождения, следовательно, зрение включается очень поздно.

Что касается слуховых раздражений, то, как показали недавние наблюдения, они могут действовать на животное в первые же дни, в первые часы после рождения.

Один из моих товарищей, А. И. Бронштейн, использовал сосательный рефлекс, который оказывается сформированным к моменту рождения у большинства лабораторных животных и у человеческого младенца,

для обнаружения влияния различных раздражителей; новорожденное существо, получившее в рот соску, начинает осуществлять ритмические сосательные движения. Эти движения могут быть зарегистрированы.

Чтобы получить ответ на вопрос, влияют ли уже акустические раздражители или нет, Бронштейн использовал тот важный принцип, что каждый раздражитель, действующий на животное, может вызывать какой-нибудь двигательный акт, а может и не вызывать никакого ответного двигательного акта, но оказать влияние на другие, уже совершающиеся двигательные акты — он может затормозить их. Этот прием был рекомендован И. П. Павловым как один из способов исследования: оценивая действие того или иного раздражителя, не ожидать обязательно какой-нибудь ответной двигательной реакции, а посмотреть, как этот раздражитель действует на другие рефлекторные акты. Оказалось, что звуковые раздражения уже в первый момент после рождения и у человеческого младенца, и у большинства наших лабораторных животных (у котят, щенят, крольчат) вызывают торможение сосательного рефлекса.

Следовательно, мы видим, как постепенно включающиеся все новые и новые афферентные системы оказывают свое влияние на те рефлекторные акты, которые раньше сформировались. Сосательный рефлекс будет осуществляться неодинаково в тишине и под влиянием того или иного звука. Мало того, таким путем удается определить даже способность различать те или иные раздражения, потому что, последовательно испытывая различные звуки, можно обнаружить такую картину, что на один звук получилась тормозная реакция, затем при повторении она угасает, ослабевает, но если вы берете новый звуковой раздражитель, отличающийся или высотой тона, или интенсивностью, или расположением в пространстве, вы можете снова обнаружить тормозную реакцию.

Таким образом, есть возможность выяснить степень развития того или иного анализатора, той или иной афферентной системы по ее способности воздействовать на другие сформировавшиеся уже рефлекторные акты, хотя сам по себе раздражитель видимого эффекта еще не вызывает.

Все это я сообщаю вам для того, чтобы показать, какое значение имеет метод онтогенетического изучения, изучения рефлекторных актов в их онтогенетическом становлении. Чем раньше начнется это изучение, чем более ранний эмбриональный период оно захватит и чем последовательнее будет проводиться потом — в эмбриональной и постнатальной жизни, тем полнее будет картина и выявится не только появление тех или иных рефлекторных актов, но и их переключение, перестройка, взаимодействие, до тех пор пока не обнаружится окончательная картина, характерная для данного вида.

Теперь разрешите обратить ваше внимание на следующий прием, который помогает раскрытию этих отношений.

Вот мы имеем дело со взрослым животным. У него существует определенный огромный фонд безусловных рефлексов, как говорил И. П. Павлов, и безграничный фонд приобретенных реакций, потому что каждый индивидуум в течение своей жизни подвергается массе воздействий. Совпадения частые, редкие, систематические или случайные ведут к тому, что вырабатываются новые временные связи, часть из них затормаживается, часть остается активной, и разобраться во всей этой картине иногда бывает чрезвычайно трудно. Но иногда можно вскрыть историю тех рефлекторных реакций, которыми богат данный организм. Мы впервые натолкнулись на такую возможность у больных людей, когда они попа-

дали под наблюдение врача. Невропатология описывает целый ряд рефлекторных актов, которые несвойственны нормальному организму, а в патологических условиях откуда-то берутся. Их так и описывают как патологические рефлексы.

Клиника в лице своих видных представителей давно уже высказала предположение, что во многих случаях патологические рефлексы являются результатом затормаживания или исчезновения по тем или иным причинам других рефлекторных актов, что речь идет о высвобождении некоторых, обычно скрытых рефлекторных актов из-под торможения со стороны других рефлекторных актов. Можно представить себе, что иногда просто случайно какая-то группа рефлексов выпала по той или иной причине, можно представить себе случаи, когда более хрупкие, по выражению И. П. Павлова, более молодые в эволюционном отношении рефлекторные акты оказываются заторможенными, угнетенными, и тогда более грубые и более старые выявляются, как в случае эпикритической и протопатической чувствительности. При перерезке чувствительных нервов эпикритическая чувствительность медленно восстанавливается, протопатическая восстанавливается быстро, значит, наступает определенный, более или менее длительный отрезок времени, когда протопатическая чувствительность существует, а эпикритической еще нет. Тогда протопатическая чувствительность проявляет себя в полной мере — проявляет генерализованными рефлексами, чрезмерно выраженной болью, отсутствием локализации и т. д. Наслоилась эпикритическая чувствительность, вовлекла другие афферентные пути, другие участки и отделы центральной нервной системы и подавила протопатическую чувствительность, — мы не так страдаем от боли, как пришлось бы страдать, если бы не было этой эпикритической чувствительности.

Таким же образом отдельные уровни центральной нервной системы в большей или меньшей степени могут быть угнетены, заторможены или выключены, могут быть подвергнуты вредным влияниям, повреждающим влияниям, и тогда выступают на сцену подавляемые обычно рефлексы.

Такая картина действительно наблюдается в клинике. Особенно интересно то, что по ряду соображений для больных некоторыми формами заболеваний нервной системы были предложены различные общие воздействия. Сюда относится перегревание, достигаемое, либо путем введения малярийных плазмодий, чтобы вызвать малярийное повышение температуры, либо путем применения некоторых физических факторов, в частности ультравысоких частот, которые создают перегревание организма (можно поднять температуру до 40—41°), рекомендовались приемы воздействия гипоксией (подвергание человеческого организма действию пониженного парциального давления кислорода путем понижения общего атмосферного давления) — и в этих случаях выступила на сцену картина появления тех рефлекторных актов, которые в клинике известны как патологические рефлексы.

Этот вопрос был подвергнут у нас специальному исследованию. Животные помещались в атмосферу с пониженным парциальным давлением кислорода, и по мере углубления гипоксии выявлялись известные затруднения в осуществлении некоторых рефлекторных актов и вместе с тем «высвобождались» те рефлекторные акты, которые в нормальных условиях отсутствовали. Путем систематического и длительного применения этого приема можно было наблюдать регрессивно протекающими все те стадии эмбрионального формирования рефлекторных актов, которые

в норме протекают в прогрессивном направлении. Такая работа была проведена А. А. Волоховым.

А. В. Войно-Ясенецким был применен другой прием — прием воздействия повышенным парциальным давлением кислорода. Кислород при определенном напряжении становится токсичным, может вызвать судорожные припадки у животного, может, как оказывается, дать картину последовательного выключения рефлекторных актов и возврата на коротком отрезке времени к ранним стадиям эмбрионального характера рефлекторных актов, вплоть до самых первых рефлекторных актов.

В работе А. В. Войно-Ясенецкого был использован этот прием в отношении целого ряда различных представителей животного царства, т. е. в сравнительно-физиологическом аспекте.

На этом материале было получено разъяснение тех процессов развития рефлекторных актов, их взаимодействия, их усложнения, которые имеют место в эмбриональный период. Животные могут быть возвращены к полной потере рефлекторных актов, а затем, при освобождении от действия повышенного парциального давления кислорода, рефлекторные акты снова могут быть прослежены в нормальном порядке их следования.

Все это — те пути, которые обеспечивают нам возможность выяснения направлений, по которым шло эволюционное развитие.

Значит, помимо изучения нормального эмбриогенеза, нормального развития рефлекторных актов, мы можем вести это изучение путем воздействия на взрослых животных различными факторами вроде повышенного или пониженного парциального давления кислорода. Этим способом мы последовательно выключаем более поздние образования, более поздние рефлекторные акты и доводим животное до полного исчезновения рефлекторных актов. Освобождая затем животное от этих ненормальных условий, снова прослеживаем картину восстановления рефлекторных актов в той или почти в той последовательности, в какой они имеют место в условиях естественного развития.

Конечно, тут надо считаться с тем обстоятельством, что многие рефлекторные акты могут при этом ускользнуть от внимания, потому что хотя в эмбриональный период они и существовали, но позже подверглись до такой степени существенной переделке, что могут и не выявиться, но основной фонд, огромная масса рефлекторных актов и их взаимоотношения друг с другом этим путем раскрываются, и мы получаем возможность более уточненного и более тщательного изучения формирования рефлекторных актов.

Для этой же цели можно использовать еще и экстирпацию отдельных частей центральной нервной системы. Вы знаете, что впервые на птицах Флоран, потом немецкий физиолог Гольц на млекопитающих, на собаках, производили удаление больших полушарий и изучали ту картину рефлекторного фонда, которая осуществляется нижележащими отделами центральной нервной системы. Частично приходится эти опыты повторять и теперь, и тут опять-таки при удалении вышележащих, наиболее молодых, наиболее передовых отделов центральной нервной системы выявляются определенные отношения, которые характерны для нижележащих отделов.

Конечно, нужно твердо помнить, что лишенное оперативным путем коры больших полушарий животное не вполне соответствует тому, что было бы, если бы этих полушарий никогда не существовало, но во всяком случае в значительной мере картина тут расшифровывается.

Особенный интерес представляет известное переслаивание рефлекторных актов и их модифицирование под влиянием новых рефлекторных актов. Такая работа была проведена у нас М. А Панкратовым путем наблюдения над животными при различных перерезках центральной нервной системы, главным образом при удалении больших полушарий.

Для примера я приведу один из рефлексов, которым занимался в свое время Панкратов. Кошка ходит по комнате. Вы ее гладите, допустим, по спинке. Она может обнаружить две рефлекторные реакции. Одна заключается в том, что при поглаживании по спинке кошка приседает и укладывается на брюхо, а другая реакция на такое же раздражение — она выгибает спину и прижимается к вашей руке. Панкратов и говорил о положительном (прижимание к раздражителю) и отрицательном (отстранение от раздражителя) ответе со стороны кошки. У нормального животного может быть и то, и другое. И, действительно, обе эти реакции очень нужны. Представьте себе, что кошке нужно подлезть под какой-нибудь предмет. Если при прикосновении к предмету у нее возникнет рефлекс выгибания спины, она пролезть не сможет, для этого необходимо, наоборот, пригибание к земле. Но вовсе не обязательно, чтобы всегда прикосновение спиной к твердому предмету вело к пригибанию. Путем выработки условных рефлексов у нее возникает другая, диаметрально противоположная реакция: когда вы ее гладите, она опять-таки может удрать от вашего поглаживания, чтобы вы ее не схватили за шиворот, а может, если это ваша кошка, к вам привыкшая, проявить реакцию выгибания спинки, прижимания к вашей руке.

Когда вы удалили большие полушария, одна реакция навсегда выпадает, а другая остается. Это отстранение от раздражителя является устойчивой первичной реакцией, а выгибание спины и прижимание к раздражителю — это наслоившаяся, более поздняя, приобретенная, по-видимому, форма реагирования.

Таких примеров можно привести очень много, и, конечно, в задачу нашего курса не может входить оценка всех рефлекторных актов, однако основные принципы формирования рефлекторных реакций и их взаимоотношений должны быть ясны, освоены и должны лечь в основу дальнейшего изучения всей картины рефлекторных реакций, которыми характеризуется отдельный вид и отдельный индивидуум.

Важно то, что под влиянием внешних раздражителей, отчасти за счет воздействия вновь образующихся условных реакций, отчасти за счет наследственно передаваемых соотношений, устанавливается та или иная картина, характеризующая определенный вид. В этом отношении чрезвычайно богатый и очень интересный материал был получен у нас покойным А. Н. Промптовым, который занимался изучением так называемых инстинктивных реакций у различных представителей птиц. Он целиком базировался на взглядах и данных И. П. Павлова и его сотрудников и проанализировал целый ряд сложных поведенческих реакций птиц, характеризующих их поведение в определенный сезон под влиянием определенных внешних воздействий и характерных для тех форм жизненных отношений, которые присущи каждому отдельному виду.

Основной результат его исследований заключается в том, что у нормального организма, у нормальной птицы, к какому бы виду она ни принадлежала, нельзя говорить отдельно о врожденных деятельностях и о приобретенных деятельностях, нельзя инстинктивные сложные поведенческие реакции трактовать как чисто безусловные или чисто условные реакции, потому что никогда, конечно, в практической жизни такого разделения не

существует и большинство сложных поведенческих форм представляет собой сложное переплетение рефлексов врожденных и рефлексов приобретенных. Они могут укладываться в определенные цепи. В определенные моменты жизни под влиянием тех или иных сезонных воздействий может изменяться соотношение эндокринных желез (это было показано Ю. А. Васильевым еще раньше А. Н. Промптова) и начинают доминировать те или иные отделы центральной нервной системы, те или иные врожденные рефлекторные акты, но они всегда переплетаются с приобретенными реакциями, с индивидуальными реакциями и в общей цепи создают картину тех поведенческих форм, которые характерны для каждого отдельного вида.

К этому вопросу еще придется вернуться в следующий раз.

ЛЕКЦИЯ ВОСЬМАЯ

В прошлый раз мы остановились на вопросе о том, как в эволюционном процессе формируются сложные деятельности и приводят к созданию определенного фонда безусловных деятельностей и как они формируются в онтогенезе, где, с одной стороны, идет развитие функций унаследованных, а с другой стороны, на том или ином этапе развития присоединяются уже влияния внешней среды и начинают вырабатываться новые рефлекторные реакции. В результате этого взаимодействия унаследованных, естественным порядком развивающихся координационных отношений и координационных отношений, вырабатывающихся в индивидуальной жизни, формируются те сложные формы деятельности и поведения, которые характерны для каждого данного вида и для каждого данного индивидуума.

Я должен еще раз напомнить, что вся эта совокупность деятельностей, которую мы привыкли обозначать словами «безусловный рефлекс», «фонд безусловной деятельности» и т. д., фактически, конечно, не представляет собой чистого набора унаследованных, врожденных реакций, потому что на очень раннем этапе уже начинается вмешательство внешней среды, вмешательство замыкательной функции, как говорил И. П. Павлов, т. е. образование временных связей, построение новых рефлекторных актов и включение их в общую систему.

С этой точки зрения я и подчеркивал еще в прошлый раз, что все представители животного царства могут быть разделены на две большие категории (конечно, с известными промежуточными представителями) — зрелорождающихся и незрелорождающихся.

Очень важен вопрос, в какой степени зрелости находится организм, когда он родится, когда начинается возможность выработки новых рефлекторных актов, и в какой степени эти новые, приобретенные акты играют роль в естественной жизни того или иного вида, того или иного индивидуума.

Часто приходится слышать, что насекомые, например, представляют собой организмы, которые всю свою деятельность целиком осуществляют за счет безусловнорефлекторных актов. И, действительно, мы знаем целый ряд представителей насекомых, которые сносят яйцо в определенное гнездо, в определенное помещение (будет ли то щель в земле или в древесном дупле, в камыше или еще какое-нибудь место), закладывают туда провизию, закупоривают это гнездо и оставляют его, а сами погибают. Следующее поколение родится, проделывает очень сложный метаморфоз и осуществляет на той или иной ступени своего развития очень сложные деятельности.

Достаточно напомнить замечательные описания, данные С. Фабром, которые очень увлекли и И. П. Павлова. Насекомое выбирает определенную пищу, нападает на личинку определенного насекомого, проделывает очень сложную деятельность по захвату жертвы, по нанесению укола жалом, во многих случаях систематически, последовательно отравляет своим ядом несколько нервных ганглиев, иногда один. В зависимости от того, о каком виде идет речь, может либо окончательно погубить жертву и потом ее съесть, либо может только парализовать ее на известное время и в этот живой организм яйцекладом внести свое яйцо, с тем чтобы впоследствии личинка поедала ткани этой жертвы, — огромнейшее разнообразие сложнейших двигательных актов, основанных на выборе из многообразной внешней среды определенного вида жертвы, целый ряд координированных, утонченных движений.

У очень многих видов все это происходит один раз в течение года и никогда потомство не имеет соприкосновения со своими родителями, оно не имеет возможности ничего перенять. Значит, вся эта сложная деятельность целиком складывается за счет каких-то унаследованных форм, унаследованных деятельностей. В сущности, весь жизненный цикл определяется врожденными, готовыми реакциями.

Но из этого часто делают ошибочный вывод, что у этих представителей животного царства вообще отсутствует индивидуальное приспособление, что у них отсутствует условнорефлекторная деятельность. Это, конечно, неправильный вывод. У них сложнейшие формы поведения осуществляются за счет врожденных деятельностей, это совершенно верно, и имитационный процесс не используется потому, что потомство не имеет соприкосновения со своими родителями. Но если мы представим себе жизнь каждого отдельного индивидуума, то все-таки в этом процессе нахождения жертвы можно ли предположить, что все совершается абсолютно стереотипно у каждого отдельного индивидуума этих многомиллионных представителей одного и того же вида? Конечно, в зависимости от того, в какую среду они попадают, им приходится приспосабливаться к данному частному случаю.

Возникает вопрос: возможна ли у них выработка новых реакций, новых рефлекторных актов?

В. В. Алпатов в Московском университете показал возможность образования условных рефлексов у пчел. У нас в Колтушском институте Л. Е. Аренс показал возможность образования условных рефлексов у одиночных ос. Одиперы, найдя себе гнездо, найдя место для откладывания яичек, повторно вылетают за пищей и возвращаются опять к тому же месту, где они отложили или собираются отложить яйцо и заложили уже первую порцию пищи, и это место находят.

Если наблюдать за поведением меченой осы, то вы обнаружите, что она прилетает к определенной ячейке, в которую она первый раз заложила пищу.

Оказалось, что можно сделать «вывеску» над многоячеистой доской, одна из ячеек которой использована уже осой. Аренс и воспользовался этим приемом. Над использованной ячейкой он устраивал «вывеску» в виде окрашенного темно-синего пятна. Оса к этому месту возвращается несколько раз, выполняет свою задачу и опять летит обратно. Тогда экспериментатор переносит эту «вывеску» с одного места на другое, и обнаруживается, что оса, прилетев к ячеистой доске, направляется не туда, куда должна была направиться, а туда, где имеется это синее пятнышко. Войдя в ячейку, она вскоре выходит, проявляет известное беспокойство,

потом по каким-то показаниям наконец находит правильное место, очевидно, пользуясь уже какими-то другими рецепторами.

Это очень важное обстоятельство. Хотя выполняются определенные сложные унаследованные формы поведения, однако в индивидуальной жизни каждому отдельному индивидууму приходится пользоваться показаниями различных рецепторов, различных анализаторов, для того чтобы осуществить ту частную форму деятельности, которая должна осуществиться этим индивидуумом.

Тут возможность использования побочных раздражителей, вспомогательных раздражителей, сигнальных раздражителей, как говорил И. П. Павлов, для того чтобы приноровиться именно к частным условиям данного случая, является в высшей степени необходимой, и такие высокоорганизованные существа, как насекомые, вовсе не лишены замыкательной функции, не лишены возможности вырабатывать условные рефлексы, только они, возможно, играют относительно меньшую роль по сравнению с громадным запасом очень сложных наследственных форм.

Другой класс животных, который представляет особенный интерес, — это птицы. У них, как правильно принято считать, примерно в равной мере используется и возможность выполнять сравнительно сложные поведенческие акты за счет врожденных рефлексов, и несомненная способность вырабатывать условные реакции, приобретенные реакции.

Но тут мы наталкиваемся на новое, чрезвычайно важное осложнение: у данного класса большую роль играет сезонность, и в зависимости от влияний природной среды, в частности от влияния освещенности, вступают в действие определенные эндокринные органы. Они начинают вмешиваться в деятельность организма тем, что усиленно продуцируют те или иные гормоны и в определенные сезоны относительно стушевывается роль условных рефлексов и выступают на сцену готовые врожденные формы поведения, характерные для каждого вида.

Но из этого не следует, что каждый отдельный индивидуум, выполняя ту или иную, почти стереотипную для всего вида форму деятельности, не проявляет при этом каких-то индивидуальных отличий. Конечно, если два самца дерутся, один из них сильнее, другой слабее, один подвижнее, другой менее подвижен, они будут драться и применять те приемы драки, которые свойственны данному виду. Но каждый отдельный акт, каждый отдельный удар клювом все-таки будет носить какую-то индивидуальную окраску в зависимости от того, каково соотношение сил встретившихся случайно самцов. То же самое при ухаживании за самками, при исполнении песен и т. д.

Эти способности птиц к выработке временных связей отчетливо проявляются в голосовых реакциях, в частности в пении. Опять-таки приходится считаться с тем, что певчие птицы разделяются на две категории. Одни неспособны к голосовой имитации, и они на определенном этапе развития осуществляют свою певческую деятельность так, как это свойственно всему виду. Другие способны имитировать услышанные звуки. Есть представители птиц, которые осуществляют те формы певческой деятельности, которые свойственны птицам, в среде которых они развились. Если яйцо этого вида подложить под какую-нибудь другую певчую птицу, то птенец, достигший известного возраста, начинает петь так, как поют воспитавшие его взрослые птицы. Тут на сцену выступает в полной мере имитационная способность.

Однако, как обнаружилось (в этом отношении очень много сделал ныне покойный А. Н. Промптов), если эту птицу, выросшую под наблю-

дением птицы другого вида и научившуюся пению по имитации, пересадить в ее естественную среду, т. е. к ее же собственному виду, то она с одного раза прекращает пение чужого лада и начинает петь так, как полагается ей от рождения.

Следовательно, тут идет какая-то борьба между естественно развившейся формой певческой деятельности и имитационным актом, актом подражания.

Акт подражания для нас чрезвычайно важен, потому что в зависимости от того, в какой степени имитационная способность свойственна данному виду и как долго она поддерживается в процессе развития, могут происходить очень существенные переделки.

Вы знаете, что есть птицы, которые обладают довольно хорошей артикуляционной способностью и могут имитировать человеческую речь. В этом отношении особенно отличаются попугаи, но в значительной степени и скворцы. Некоторые грачи способны сымитировать несколько слов человеческой речи и потом повторять их под влиянием тех или иных внешних раздражений. Можно так приспособиться к этой особенности, чтобы подогнать какой-нибудь определенный раздражитель к тому моменту, когда птица имитационно повторяет человеческую речь. Тогда под влиянием этого условного раздражителя она будет говорить нужные вам слова. Вы можете создать, таким образом, курьезы, например добиться, чтобы под влиянием условного раздражителя птица произносила ту или иную фразу и, таким образом, ставила в неловкое положение вашего гостя или выдавала хозяина и т. д. Такие шутки и проделывались в монастырях, на кораблях матросами.

Это все — известные вещи, но почему я обо всем этом говорю? Потому, что эта имитационная способность в большей или меньшей степени свойственна всем животным, в том числе и человеку, в том числе и собаке, хотя обычно мы не замечаем, чтобы собака обладала какой-нибудь имитационной способностью. В чем выражается имитационная способность у собаки? Если одна затявкала, другие начинают тявкать, поднимается общий гомон. Но дальше этого имитационная способность собак не идет. Никто не видел, чтобы собака кому-нибудь подражала, тогда как у обезьян эта имитационная способность доведена до высшей степени и очень усиленно используется ими.

Но следует ли из этого, что у собаки нет имитационной способности? Оказывается, она есть, но, как это часто приходится видеть в процессе формирования высших форм деятельности, она является угнетенной, подавленной. При определенной степени разрушения лобных долей у собаки наблюдается такая картина: собака теряет свою обычную моторную подвижность, способность осуществлять те или иные сложные двигательные акты, она может часами стоять где-либо. На зов она может пойти; если вы будете ее раздражать, она сделает те или иные движения; она может побежать от вашего раздражителя, остановится и будет стоять. Но если в комнату, где в такой относительной моторной неподвижности стоит собака без лобных долей, впустить нормальную собаку, эта нормальная собака, конечно, сейчас же начнет рыскать по помещению, обнюхивать все углы, бегать, ориентироваться в этом пространстве, и тогда собака без лобных долей проделывает за ней буквально все ее движения, она следует за ней по пятам, не отставая ни на шаг.

Если выработать какую-нибудь условную реакцию на то, чтобы собака направлялась к определенному месту, где положена пища, эта выработанная реакция может одинаково хорошо быть осуществлена и у нор-

мальной, и у оперированной собаки. Однако если вы создаете препятствие, закрываете дорогу к пище, то нормальная собака сейчас же находит обходной путь, чтобы добраться до места где положена пища. Собака же без лобных долей идет по определенному пути, по которому у нее выработалась реакция, натолкнувшись на препятствие, останавливается и не в состоянии найти обходной путь. Достаточно впустить нормальную собаку, которая совершит обходное движение, как собака без лобных долей повторит за ней это движение. Оставьте ее одну — она опять не в состоянии этого сделать.

Таким образом, многие реакции, очень сложные реакции, такие, как имитационный акт, способность воспроизводить виденные двигательные акты, могут сохраняться на всю жизнь, как у обезьян, и могут быть ярко выраженными только на определенном этапе жизни. У детей в определенном возрасте имитационная способность очень сильно выражена, а потом она подавляется другими формами деятельности, и взрослый человек не гордится тем, что он подражает другим. Но он не теряет эту способность, он может сознательно применять эту деятельность, как актер-имитатор, который делает из этого себе профессию.

Я остановился на этих примерах потому, что при анализе сложных поведенческих форм все время нужно считаться с тем, как сформировались те или иные деятельности, как в истории жизни целого вида должны были происходить те или иные изменения, выработались те сложные комбинации, которыми характеризуются поведенческие формы данного вида, и как они изменяются соответственно обстоятельствам в индивидуальной жизни, без чего вид должен был бы прекратить свое существование.

Отсюда вытекает чрезвычайно важное следствие и в отношении изучения человеческой деятельности, человеческих поведенческих форм. Человеку тоже свойственно осуществлять целый ряд деятельностей, наследственно фиксированных, и в процессе индивидуальной жизни вырабатывать новые, чрезвычайно разнообразные частные формы деятельности.

Отсюда требование к физиологам и к многим другим представителям биологических наук, но в особенности к физиологам, — им надлежит выяснять в каждом отдельном случае весь процесс формирования тех форм поведения, тех форм деятельности, которые характерны для данного вида и которые претерпевают те или иные изменения под влиянием случайного сочетания внешних условий.

Тут значение эволюционного принципа в физиологии становится совершенно очевидным. Если перебирать просто отдельные примеры сложных деятельностей, которые наблюдаются у отдельных видов, то буквально поражаешься громадному разнообразию этих сочетаний отдельных рефлекторных актов, их комбинаций, комплексного их осуществления, укладывания в цепи, которые характеризуют данный вид.

Один из таких поразительных комплексов или цепей рефлекторных актов описан у синичек. Птенец синички, только что вылупившийся из яйца, еще совершенно беспомощный, сидит в гнезде, и когда подлетает взрослая птица, приносит ему корм, то птенец разевает пасть и взрослая птица закладывает ему туда корм. Но как только осуществился этот акт, клювом внесена в пасть птенца пища, птенец захватывает эту пищу и мгновенно поворачивается на 180°, выпускает экскременты из прямой кишки, а взрослая птица, только что клювом вложившая ему в пасть пищу, тем же клювом подхватывает комок испражнений и выбрасывает его из гнезда вон. И это повторяется стереотипно — каждый прилет

взрослой птицы сопровождается подачей пищи птенцу, птенец заглатывает пищу, поворачивается и выбрасывает порцию экскрементов.

Эта цепь явлений наследственная, она осуществляется с первого же момента, как птенец вылупился из яйца, и поддерживается в течение известного отрезка времени, пока птенец не вырастет и не разовьется настолько, что сможет забираться на край гнезда и совершать дефекационный акт наружу. Таким образом, обеспечивается сохранение чистоты и санитарных условий внутри гнезда за счет целой цепи врожденных актов, которые являются координированными между птенцом и взрослой птицей.

Я беру просто один курьезный пример, но таких примеров сложных сочетанных деятельностей, координированных актов у новорожденного, еще не вполне зрелого птенца и сочетанных актов птенца и взрослой птицы, имеется бесконечно большое количество.

Наша задача заключается в том, чтобы по возможности выяснить процесс формирования этих сложных актов, хотя бы описательно проследить возникновение каждого такого акта, переход его из одной формы в другую форму деятельности, маскировку новым рефлекторным актом, маскировку за счет приобретенных условнорефлекторных актов и, таким образом, разобраться во всей сложности поведения каждого отдельного вида птиц.

И это касается не только птиц, а и других организмов. Но в особенности это становится интересным, когда мы переходим к человеку. Человек, как я уже несколько раз подчеркивал, наиболее незрелорождающийся организм, он родится еще очень мало сформированным и мало обеспеченным для самостоятельного существования. Вы знаете, что процесс развития человека длится до 15—16 и даже больше лет, только к 17—18 годам можно сказать, что человеческий организм проделал свое естественное развитие и врожденные деятельности уже сформировались.

Но как формируются эти врожденные деятельности? Отсюда начинается вопрос о высшей нервной деятельности человека. Чрезвычайно важно знать, когда какие деятельности складываются в процессе естественного развития, когда возникает у человеческого младенца способность вырабатывать новые деятельности, приходит ли это лишь на каком-то постнатальном этапе развития, или уже в процессе внутриутробного развития созревает эта способность и по появлении на свет организм уже способен переделывать свою деятельность под влиянием факторов внешней среды.

Отсюда возникает необходимость систематического изучения всей нервной деятельности человеческого организма с момента его появления на свет, а если возможно, и выяснение того, что происходит во время внутриутробной жизни.

Что касается внутриутробной жизни, тут наши возможности в случае человека, конечно, чрезвычайно ограничены, приходится только ловить случаи выкидышей или преждевременных родов. Что касается естественно родившихся детей, тут возможны тщательные и систематические наблюдения.

Конечно, само собой ясно, что новорожденный ребенок даже нормального срока рождения, а в особенности родившийся на несколько недель раньше естественного срока представляет собой не вполне развившийся организм. Однако у него уже с первых суток обнаруживается определенная способность реагировать на внешние раздражения и подвергаться

воздействию внешней среды, использовать эти воздействия внешней среды для дальнейшего своего формирования.

Тут большой интерес представляет вопрос о том, какие из органов чувств, какие из анализаторов уже готовы к тому, чтобы воспринимать внешние раздражения, какова их чувствительность, каковы пороги раздражения, чтобы вызвать ту или иную реакцию у такого новорожденного младенца, каковы формы реагирования, на какие раздражители он будет реагировать двигательными актами, а на какие не будет или будет реагировать некоторыми другими функциями, например изменениями со стороны вегетативной нервной системы или торможением двигательных актов.

Если вы помните, в одной из прошлых лекций я подчеркивал то обстоятельство, что многие раздражители не вызывают никакой видимой двигательной реакции, и если судить только по двигательным актам, можно сделать заключение, что животное или человеческий младенец не реагирует на такие-то раздражения — слуховые, световые или какие-нибудь еще. Из этого можно было бы сделать ошибочный вывод, что у него еще не развит этот анализатор или он не действует. А оказывается, что можно судить о способности этого анализатора воспринимать внешние раздражения на основании тормозных реакций.

В этом отношении чрезвычайно важно, что такие новорожденные младенцы, в особенности недоношенные, родившиеся за 2—3—4 недели до естественного срока и помещенные в соответственную среду, т. е. в теплую комнату с температурой около 37°, проделывают сложные движения всеми своими мышцами, движения беспорядочные, напоминающие то, что в клинике дает картину атетоза. Эти движения осуществляются младенцами с некоторыми перерывами, волнообразно, но во всяком случае занимают доминирующее место в их поведении. Нанесение раздражителя, звукового или светового, в разгар этих движений может остановить их. Если новорожденному положить в рот соску, он начинает производить сосательные движения. Нанесение акустического раздражителя в это время вызывает остановку сосательных движений. Вместе с тем если дождаться того момента, когда атетотическое движение не осуществляется и нанести раздражитель в это время, можно вызвать наступление известных движений той или иной формы, особого характера движений, но во всяком случае можно вызвать двигательный акт.

Следовательно, для того чтобы судить о готовности того или иного органа чувств, того или иного анализатора у новорожденного ребенка или у ребенка первой недели и месяца жизни, для того чтобы составить правильное суждение, никогда нельзя рассчитывать на пригодность одной определенной реакции. Если вы будете руководствоваться одной методикой исследования, какой-нибудь один ответный акт возьмете себе за критерий, вы непременно сделаете ошибку того или иного рода. Только при условии, если сопоставляются ответные деятельности скелетной мускулатуры, и притом не только в форме возникновения, но еще и в форме затормаживания существующих двигательных актов, и ответные деятельности вегетативных органов, можно составить себе правильное суждение. Следовательно, когда мы обращаемся к изучению высшей нервной деятельности человека в самых примитивных ее проявлениях, когда он только что родился на свет, уже тогда требуется многообразный, разносторонний подход к изучению его нервной деятельности. Всякое сужение своих наблюдений каким-нибудь одним приемом исследования сразу же

может поставить нас в ложное положение. Другое, с чем приходится здесь считаться: нужно подобрать адекватный раздражитель, нужно испробовать большую серию раздражителей для того, чтобы судить о функциональной способности той или иной анализаторной системы, потому что может случиться, и в действительности имеет место, что орган уже развит, он может функционировать, но пороги возбудимости не соответствуют тем порогам, к которым мы привыкли при изучении взрослых людей.

Систематическое изучение порогов реакции у эмбрионов на разных стадиях внутриутробного онтогенеза животных показывает, что для большей части раздражителей внешнего мира существует определенное падение порога возбудимости в процессе развития. Они падают так же, как укорачивается хронаксия, но до известного предела. Хронаксия, например, иногда падает до очень низких степеней, но затем в постнатальной жизни снова удлиняется. Также и пороги могут падать очень низко, а потом повышаться. В зависимости от того, на какой стадии развития вы застигнете данный индивидуум, вы должны считаться с тем, что его пороги возбудимости для данного рода раздражения могут не вполне совпадать с порогами возбудимости взрослых особей и, следовательно, требуется испытание раздражителей различной силы для того, чтобы высказать суждение о том, реагирует данный орган или нет.

То же относится и к диапазону световых раздражений. Вся ли видимая часть спектра должна быть видимой с первого момента или нет, не будет ли так, что диапазон будет значительно шире сначала, а потом суживается? Мы знаем, что у взрослых людей благодаря определенным физическим условиям в глазу и благодаря определенной степени возбудимости различных аппаратов зрительного прибора ультрафиолетовые лучи не воспринимаются. Но имеется целый ряд фактов, свидетельствующих о том, что определенная зона ультрафиолетового света, близко лежащая к фиолетовой части спектра, способна возбуждать элементы нашей сетчатки и давать ощущения. Глаз огражден от них, мы их не видим, но в определенных условиях могут происходить некоторые колебания зоны видимого света, укорочение за счет красной части спектра, за счет фиолетовой части спектра, вовлечение ближайшего ультрафиолета тоже может иметь место.

Следовательно, систематическое правильное изучение нервной деятельности ребенка должно включать в себя вопрос и о порогах возбудимости, и о хронаксиях, и о диапазоне действующих раздражителей, и о характере ответных реакций. Последний вопрос представляет особенный интерес, потому что в процессе онтогенетического развития приходится наблюдать чрезвычайно быструю смену одних форм реакции другими, перестройку тех, которые были в первые моменты под влиянием, с одной стороны, процесса развития наследственных форм поведения, а с другой стороны, изменялись уже за счет приобретенных реакций.

Исследования последних лет показывают, что вопрос о том, когда ребенок приобретает способность формировать условные рефлексы, должен решаться совершенно иначе, чем он решался до сих пор. Многие авторы в зависимости от того, какую безусловную реакцию они избрали фоном для выработки условного рефлекса, утверждают, что на втором месяце, на третьем, на первом, а оказывается, что уже в первые сутки после рождения ребенок способен вырабатывать условные связи и даже недоношенный ребенок имеет все потенции для того, чтобы устанавливать определенные временные связи, нужно только правильно подыскать врожденную

реакцию, на базе которой вырабатывать условную связь и подыскать адекватный по качеству и по силе внешний раздражитель.

Сейчас разрешите в нескольких словах очертить те задачи, которые стоят перед физиологами вообще и перед физиологами эволюционного направления в частности при изучении высшей нервной, и не только высшей, но вообще нервной деятельности человека.

Из всего того, о чем я до сих пор говорил, явствует, что изучение должно начаться с самых ранних этапов развития. Как только организм становится доступным нашему наблюдению, должны быть подвергнуты изучению его реакции на те или иные раздражения. Они должны быть систематически прослежены, они должны систематизироваться под углом зрения постоянного совершенствования, постоянного видоизменения под влиянием факторов внешней среды по принципу взаимодействия врожденных и приобретенных форм поведения, иначе говоря, по принципу изучения замены постоянных связей временными связями, переделки временных связей под влиянием вновь возникающих временных связей и т. д. Нервная система не может оставаться абсолютно неизменной, и она не могла бы развиваться, если бы в процессе этого развития устарелые формы полностью ломались и пропадали бы бесследно. Наоборот, весь этот процесс перестройки, переделки представляет собой непрерывное использование какого-то определенного фонда унаследованных реакций во все новых и новых комбинациях, одновременных и последовательных.

При изучении человеческого организма мы не можем ограничиваться только изучением тех форм поведения, которые встречаются и у других животных. Сравнительная физиология нам очень много помогает, очень много дает. Но человек отличается от всего остального животного царства целым рядом особенностей. Он не только пассивно реагирует на внешние раздражения, но вырабатывает такие формы деятельности, которые переделывают среду. Человек активно воздействует на среду. Мало того, он не ограничивается использованием тех форм деятельности, которые им унаследованы, но изменяет свои формы реагирования, приобретает новые, приспосабливает их к тем условиям, в которых он находится. И этого мало. Человек приобрел способность речи.

Тут особенную роль играет, вероятно, имитационный процесс, о котором я говорил. От тех птиц, которые способны воспроизводить чужое пение и пение своего вида, которое они слышат от взрослых птиц, и иногда даже способны воспроизводить человеческую речь, человек отличается в первую очередь тем, что он анализирует доносящиеся до него слова.

Мы сейчас не знаем и не имеем возможности выяснить, как сложилась речевая функция в эволюционном процессе, потому что, как я указывал в одной из предыдущих лекций, непосредственных предшественников человечества на земле не существует. Наиболее высокоразвитые антропоиды еще так далеко отстоят от человека, что не дают нам достаточного материала для изучения этой важной функции — речевой функции, а между тем она играет совершенно исключительную роль. Получается огромный скачок, который отчасти объясняется тем, что человечество само успело в значительной степени развиться в течение исторического периода своего существования, а с другой стороны, тем, что, вероятно, этому предшествовал чрезвычайно сложный переход от уровня приблизительно современных антропоидов до человека через целый ряд промежуточных форм.

Но изучение формирования человеческой речи в индивидуальной жизни ребенка, конечно, возможно, и не только возможно, оно и осуществля-

ется. В ряде лабораторий сейчас заняты изучением процесса формирования человеческой речи у развивающегося детского организма. И тут приходится считаться с несколькими важными сторонами этого дела, каждая из которых имеет свое значение, но ни одна из которых не может быть избрана как единственная.

Как при изучении физиологии и патологии речи взрослого человека, так и при изучении развития речи у ребенка приходится считаться с теми сложными координационными актами, которые осуществляются мускулатурой языка, челюстей и представляют собой резко отличные реакции от тех, к которым способны все животные. В этом отношении вы знаете, что люди до известной степени друг от друга отличаются — отличаются быстротой говорения, правильностью произношения звуков, способностью перестраивать свою артикуляцию с одного языка на другой, воспроизводя все нюансы речевых оттенков, свойственные разным языкам, и т. п. Это — одна сторона дела.

Другая сторона дела — анализ звуковых раздражителей. Конечно, никакая артикуляция не могла бы развиться и не разовьется, если нет достаточного анализа звуков, входящих в систему речи. Ребенок с известного возраста начинает улавливать звуковые раздражения, которые исходят от взрослых людей, и вместе с тем он сам генерирует звуки, сначала какие-то неречевые звуки, и в это время у него устанавливаются временные связи между услышанным звуком и той двигательной деятельностью, которую он сам осуществил и которая вызвала этот звук. Путем установления этих временных связей и путем дифференцировок он добивается того, что может воспроизводить определенный звук. Слышанные звуки, издаваемые другими, он имитирует и благодаря образованию временных связей между звуковым раздражителем и кинестетическим комплексом, исходящим от его речи, научается правильно повторять сначала отдельные гласные, согласные звуки, слоги, а потом и сочетания слов.

Это чрезвычайно сложный процесс. Все это может повести к тому, что ребенок может достаточно хорошо проанализировать все словесные раздражители и повторять их. Но это еще не было бы человеческой речью.

С такой формой речи мы встречаемся иногда у недоразвитых детей, у душевнобольных, у людей, перенесших какое-нибудь серьезное повреждение мозгового вещества, когда человек способен произносить слова, способен повторить слово, произносимое другими, но дальше этого дело не идет. Суть-то человеческой речи заключается в том, что в каждое слово вкладывается определенное смысловое содержание. Значит, наряду с имитационным повторением должны устанавливаться временные связи между определенным словом и определенным предметом, между словом и людьми, окружающими ребенка, между словом и наблюдаемыми им отношениями между предметами и людьми, между словом и природными явлениями во внешней среде, между словом и теми состояниями, которые испытывает ребенок благодаря происходящим внутри него процессам, и т. д., то есть должна установиться система обозначения предметов, явлений, отношений, существ определенными словесными знаками. Пока смыслового содержания нет, речь не может являться тем могучим орудием, которым она является в человеческой жизни.

Перед нами, следовательно, и стоит задача выяснения, в какой последовательности и как образуются все те многочисленные временные связи, которые ведут к обеспечению анализа звуковых раздражений и к определенным формам артикуляционных координаций, и в особенности как образуются временные связи между явлениями внешнего мира, предме-

тами внешнего мира и т. д., с одной стороны, и словесными знаками, с другой.

Существенно важно, как подчеркнуто всеми корифеями и науки, и философии, что речь прежде всего служит средством обмена мыслями, чувствами и т. д. между людьми.

Процесс развития всех форм деятельности человека основан на трех «китах». Прежде всего это наследственный фонд деятельностей, огромный фонд безусловных реакций, далее — огромная система условных реакций, приобретенных реакций, которые в индивидуальной жизни возникают, а кроме того, в отличие от остального животного царства человеку свойственно накапливать опыт. Огромнейший опыт, приобретенный за сравнительно короткий отрезок времени исторического существования человека, мог накопиться только благодаря тому, что человек приобрел способность речи. Сначала это шло, конечно, медленно, потому что единственным способом передачи была передача из уст в уста, люди могли лишь рассказывать о своем опыте, передавать из поколения в поколение в форме рапсодий, в форме басен, сказов, сказок то, что они слышали от своих предков. Но благодаря развитию способности изображать на камне, на папирусе или на металле те или иные предметы и объекты создалась возможность взаимоотношений людей посредством письменности. Письменность дала людям возможность еще шире общаться друг с другом и дала возможность сейчас изучать памятники, созданные несколько тысяч лет тому назад. Современная техника обеспечивает возможность фиксации даже речи, слова, звуков, песен и т. д., так что передача опыта все больше и больше облегчается, она охватывает все районы земного шара и дает возможность надолго сохранять накопившийся опыт.

И вот что существенно важно. И. П. Павлов подчеркивал, что благодаря слову и благодаря тому, что словесная речь дала возможность человечеству использовать новый принцип — принцип отвлечения и обобщения, создалось человеческое знание, сначала в форме общечеловеческого эмпиризма, а потом в форме науки — наивысшего проявления знания.

Изучение человеческого организма в процессе его развития не может, следовательно, протекать в форме разрозненного изучения этих трех сторон дела: развития врожденных деятельностей, развития условных рефлексов первой сигнальной системы и условных деятельностей за счет второй сигнальной системы, т. е. системы раздражителей словесных. Расчленить эти три стороны дела, конечно, можно, но это не привело бы нас к настоящему знанию, и сейчас перед нами стоит огромная задача объективного изучения высшей нервной деятельности человека, основанного на использовании и на изучении всех этих трех сторон единого процесса. Этот процесс неразделим, потому что все звенья его теснейшим образом друг с другом перепутаны, переплетены и человеческая деятельность, все формы человеческого поведения представляют собой продукт всех этих трех систем деятельности.

Отсюда понятны те взаимоотношения, которые должны быть установлены между отдельными дисциплинами, входящими в систему наук настоящего времени.

Речь может идти здесь прежде всего о трех научных дисциплинах — физиологии, биологии и психологии. Психология здесь понимается как наука, изучающая наивысшие проявления физиологических функций организма со всеми их особенностями и во всех формах проявлений, включая тот субъективный внутренний мир, которым обладает несомненно все человечество и от которого ни один здравомыслящий человек,

конечно, не откажется. Было бы странно ходить в филармонию, содержать филармонию, академические театры, цирки, университеты и прочее, если бы человек лишен был возможности слышать, что происходит там, получать определенное удовольствие от музыки одного композитора, критиковать музыку другого композитора, страдать от какофонии, дергаться, когда раздаются диссонансы, и т. д.

Все это представляет предмет научного изучения и должно составлять предмет научного изучения. Но можно ли оторвать это от физиологических функций организма? Конечно, нет. Полное знание о человеке, о его переживаниях, о его страданиях, его радостях, его счастье, его горе неразрывно связано с изучением тех физиологических основ, на которых держится и зиждется этот субъективный мир человека. Для того чтобы не впасть в идеализм или не впасть в дуализм, необходимо строить научное знание о человеке так, чтобы все стороны его высшей нервной деятельности были учтены и изучены связно, как проявления единой нервной системы человеческого организма.

Как вы видите, перед нами открываются грандиозные задачи. Но сейчас они представляют еще только скорее задачи, чем что-либо завершенное. Я не хочу сказать, что физиология до настоящего времени сделала мало, она, конечно, имеет огромнейшие достижения, но сейчас она стоит перед новым этапом, когда результаты всей предшествующей деятельности физиологов мира и, в частности, физиологов нашей страны должны быть так увязаны, с одной стороны, с общей биологией, а с другой стороны, с психологией, чтобы создалось единое полное, целостное представление о человеческой жизни, о человеческой деятельности.

Эти перспективы кажутся нам не только заманчивыми, но и осуществимыми. Мы можем радоваться тому, что мы, советские физиологи, получили исключительное наследие от наших предшественников. Мы можем и должны гордиться тем, что являемся скромными продолжателями того, что создано гением М. В. Ломоносова, И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского, целого ряда выдающихся физиологов нашей страны, которые внесли исключительной ценности вклад в развитие мировой науки. Из этого не следует, что мы должны замкнуться на данных русской физиологии. Русская физиология — самая передовая, она была самой передовой и остается самой передовой. Конечно, мы должны учитывать опыт всей науки, опыт всего человечества, работавшего в известном направлении. Но мы можем гордиться и мы счастливы тем, что являемся продолжателями дела наших учителей.

Второе, что облегчает нам эту большую задачу, стоящую перед нами, — это то, что мы находимся в Советском Союзе. Советский Союз дает такие исключительные возможности для развития научного знания, какие не встречаются ни в одной другой стране. Мы имеем возможность кооперироваться друг с другом, у нас развивается все больше и крепнет стремление комплексно работать при участии представителей различных дисциплин и создавать мощные коллективы, в которых каждый интересующий нас вопрос может быть изучен всесторонне как с морфологической, так и с биохимической, чисто физиологической и биологической стороны. Эти возможности, которые открываются благодаря исключительному вниманию Советского правительства и Коммунистической партии к науке, дают нам уверенность в том, что все трудности, стоящие в этом большом деле, могут быть и будут преодолены.

И что еще нужно отметить, это то, что, подходя к изучению этих сложных вопросов, мы являемся вооруженными не только физиологическими

знаниями, но и определенными философскими установками. Едва ли можно было бы говорить об эволюционной физиологии как о науке, как о самостоятельной научной дисциплине, имеющей перед собой ясные и грандиозные задачи будущего и вместе с тем способной извлечь из старого опыта определенный материал, чтобы формулировать первоначальные принципы и наметить пути разрешения больших задач, если бы мы не стояли на почве диалектического материализма, потому что весь тот метод работы, который я старался раскрыть перед вами, метод использования физиологического багажа и накопления физиологических знаний в целях построения эволюционной физиологии целиком основан на диалектическом принципе развития.

Мы не можем ограничиться изучением того или иного явления в той форме и в том виде, как оно нам сейчас дано у того или иного представителя животного царства, а обязательно должны изучать и изучаем его в процессе развития — филогенетического и индивидуального. Сопоставление этих путей развития, протекающих по определенному принципу — по принципу изменчивости, перестройки, подавления старых форм новыми формами, использования старых форм новыми формами в новых целях и при новых условиях и, таким образом, непрерывного приспособления к новым условиям и даже подчинения себе окружающей природы, — это все основы диалектического метода, которые найдут себе прекрасное применение в области естествознания вообще и физиологии в частности, я бы сказал, физиологии в особенности. И наша задача заключается в том, чтобы, твердо усвоив принципы диалектического материализма и огромный опыт научных знаний, оставленных нам нашими предшественниками, использовав до конца создаваемые нам условия работы, добиться того, чтобы наша советская физиология одержала бы те победы, которых ждет от нас наше правительство.

Разрешите мне еще раз принести благодарность ректорату и деканату Ленинградского университета за ту высокую честь, которая мне была оказана предложением прочесть здесь несколько лекций, и поблагодарить вас за то внимание, которое вы оказали им. Я с исключительным удовольствием и радостью читал эти лекции, видя то внимание, с которым аудитория слушала мои слова.

Я еще раз приношу вам глубочайшую благодарность и хочу выразить надежду, что хоть кое-что из того, что было мной сказано, будет использовано молодым поколением, нашими будущими товарищами по работе, студентами Ленинградского университета и присутствующими здесь студентами других вузов.



ПРОБЛЕМА ТОРМОЖЕНИЯ[1]

Проблема торможения занимает внимание всего медицинского мира в течение уже свыше ста лет. Оно и понятно, потому что явления торможения играют исключительную роль как в восприятии явлений внешнего мира, отражении их в нашем сознании, так и в координации наших действий. Все физиологические акты, протекающие координированно, неизбежно несут в себе элементы торможения. Но мало этого, отдельные формы торможения являются факторами эволюционного процесса, и в этом особенно важная и исключительная их роль.

Под термином «торможение» мы понимаем многообразные формы нервной деятельности, которые характеризуются одним общим признаком. Они оказывают ослабляющее, подавляющее действие на те или иные функции и тем самым являются существенным фактором ограничения деятельности организма, сохранения энергии уточнения наших взаимоотношений с внешней средой.

Общим для всех случаев торможения является ограничение деятельности. частичное или полное. Но если мы обратимся к рассмотрению отдельных случаев торможения, то при наличии этого общего признака бросаются в глаза серьезные различия в формах проявления тормозного процесса, в его локализации и, что особенно важно, во временных отношениях.

Как известно, о явлениях торможения много говорилось уже в старых клинических работах, но этот термин не применяли. Он вошел в употребление в физиологию после того, как братьями Вебер было констатировано угнетающее действие блуждающего нерва на сердечную деятельность. Одновременно с этим Пфлюгером были установлены факты, свидетельствующие о торможении моторной активности пищеварительного тракта под влиянием чревного нерва.

Эти данные о периферическом торможении дали повод корифею нашей русской науки И. М. Сеченову высказать предположение о том, что, может быть, аналогичные явления торможения могут иметь место и в центральной нервной системе.

Под влиянием этой идеи Иван Михайлович и предпринял свое классическое исследование, в котором показал, что со стороны межуточного мозга, со стороны таламической области могут идти тормозные влияния к спинному мозгу и вызывать угнетение, задержку спинальной рефлекторной деятельности.

В скором времени, увлеченный идеей о тормозящем действии межуточного мозга, Иван Михайлович проделал вместе со своими сотрудниками ряд исследований, касающихся влияния той же таламической об-

---

[1] Доклад на IX сессии Академии медицинских наук СССР 8 марта 1955 г. Журн. высш. нервн. деятельн., т. 5, в. 2, 1955.

ласти на другие функции организма лягушки. Ему удалось показать, что под влиянием раздражения таламической области задерживается и сердечная деятельность. Вместе с тем со стороны ближайших отделов центральной нервной системы — среднего и продолговатого мозга — было показано усиливающее влияние в отношении рефлекторных актов и ускоряющее влияние на сердечную деятельность. В дальнейшем был обнаружен факт тормозящего влияния диэнцефальной области на деятельность лимфатических сердец лягушки.

Таким образом, были установлены факты, свидетельствующие о том, что со стороны межуточного мозга осуществляются тормозные влияния как на спинальные рефлексы, так и на целый ряд периферических аппаратов.

Вслед за этим, изучая рефлекторные акты, И. М. Сеченов установил другой ряд явлений. Длительно раздражая кожную поверхность лягушки или центральный конец перерезанного чувствительного нерва, Сеченов убедился в том, что со стороны периферических рецепторов по афферентным системам могут идти волны возбуждения, создающие тормозные явления в центральной нервной системе. Он сразу оценил разницу этих двух случаев торможения и рассматривал их как различные формы.

После работ И. М. Сеченова многие русские и зарубежные авторы разрабатывали проблему торможения. Возникло много направлений, в которых рассматривались явления торможения с различных точек зрения, и в настоящее время можно сказать, что проблема торможения интересует и физиологов, и клиницистов, интересует как с точки зрения условий проявления тормозного процесса, так и с точки зрения механизмов, которые лежат в его основе.

Вот и приходится рассматривать проблему торможения как очень сложную; охватывающую собой все стороны наших представлений о роли торможения, о механизмах его возникновения, о длительности этого процесса и, наконец, о физиологическом и биологическом значении этих явлений.

В настоящее время мы можем сказать, что нет случаев нервной деятельности, нет случаев регуляции со стороны нервной системы тех или иных отправлений организма, будь то работа поперечнополосатых скелетных мышц или внутренних органов, гладкой мускулатуры, железистых образований, где не проявлялось бы в большей или меньшей степени участие тормозных процессов.

Разрешите в общих чертах напомнить вам те случаи, в которых нам приходится допускать мысль об участии тормозного процесса.

Прежде всего надо сказать, что самые начальные процессы в нашей нервной деятельности — восприятие того, что происходит в окружающем мире — уже требуют участия тормозного процесса. Факты показывают, что наши элементарные ощущения складываются в общий комплекс и дают нам восприятие того, что происходит, с участием не только возбудительного процесса, но и с участием торможения.

Действительно, возьмем такой простой случай, как восприятие белого цвета. Мы все хорошо знаем, физика учит нас, что видимый спектр, видимая часть солнечного спектра является разнообразной по длине волн, по частоте колебаний и дает нам различные цветовые ощущения. Однако при определенных условиях мы этих цветов не видим, а видим только белый цвет, видим ахроматически. Мало того, путем комбинации определенных длин волн, определенных участков видимого спектра мы можем добиться того, что в результате одновременного действия световых волн

различной длины мы получим ахроматическое видение. Это значит, что волны одной длины, действуя на нашу нервную систему, вызывают не только светоощущение, но и процессы цветоощущения, которые угнетаются светом другой длины волны.

Мы наталкиваемся на еще более существенные и резкие формы торможения. Дело в том, что само построение нашего зрительного прибора таково, что оно не дает возможности получать абсолютно точное изображение на нашей сетчатке. На нашей сетчатке получаются расплывчатые изображения в силу того, что оптическая среда глаза дает значительную степень и сферической, и хроматической аберрации. Мы этого, однако, не замечаем, потому что со стороны одних участков сетчатки в отношении других участков сетчатки происходит тормозное влияние.

Мы в настоящее время хорошо знаем, что различные афферентные системы, берущие начало от различных рецепторов, приносят в центральную нервную систему бесконечно большое число непрерывно текущих потоков импульсов. Эти потоки импульсов, достигая центральной нервной системы, могли бы вызвать хаотическую, непрерывную, бесконечную деятельность наших органов. Однако мы этого не видим. Мы видим, что наша деятельность является строго ограниченной, уложенной в определенные рамки, в силу того что импульсы, притекающие к центральной нервной системе, вызывают не только явления возбуждения, но и явления торможения.

Чрезвычайно важно то, что нервная система, даже у самых высокоорганизованных животных, у млекопитающих, в частности у человека, по существу, является диффузной нервной системой. Возбуждение, возникшее в каком-либо очаге центральной нервной системы под влиянием притекших с периферии по афферентным системам импульсов, может неограниченно разливаться по центральной нервной системе. Однако фактически мы не видим одновременной работы всех без исключения нервных элементов и всех связанных с этими нервными элементами периферических органов, например мышц.

Дело заключается в том, что именно под влиянием тех же афферентных импульсов возникают явления торможения, которые ограничивают процесс иррадиации, процесс рассеивания возбуждения и вгоняют его в определенные рамки, в результате чего распространение возбуждения принимает избирательный характер, что внешне проявляется в ограничении круга деятельности.

Несколько лет назад мне и моей сотруднице К. И. Кунстман удалось наблюдать следующее интересное явление. Мы деафферентировали одну конечность у собаки, перерезав целый ряд спинальных задних корешков с таким расчетом, чтобы одна задняя конечность полностью была лишена чувствительной иннервации. Результатом этого явилось то, что эта конечность оказалась как бы флюгером, который реагировал на все импульсы, притекающие к центральной нервной системе. Если собака ела, то она стояла на трех ногах, а четвертая — деафферентированная конечность — при этом проделывала целый ряд движений, то разгибательных, то сгибательных. Весь акт еды сопровождался этими ненужными двигательными актами. Когда собака переходила от бодрственного состояния к сонному, то наблюдалась дыхательная ритмика конечности. На каждый вдох деафферентированная конечность отвечала либо сгибанием, либо разгибанием, либо приведением, либо отведением. Дыхание не могло совершаться иначе, как с участием этой конечности. Эта конечность не могла оставаться спокойной во время дыхательных движений.

Это заставило нас утверждать, что со стороны афферентных импульсов каждой конечности и, вероятно, каждого участка тела непрерывно идут к центральной нервной системе импульсы, которые создают процесс иррадиации возбуждения по центральной нервной системе, и вместе с тем дало основание думать, что со стороны периферии постоянно оказывается влияние, умеряющее процесс иррадиации, укладывающее процесс иррадиации в какие-то рамки.

Как известно, в прошлом столетии Пфлюгер, исследуя спинальные рефлексы лягушки, установил так называемый «закон иррадиации». Этот закон заключается в том, что если наносить на заднюю конечность лягушки раздражение при помощи фильтровальной бумажки, смоченной в растворе кислоты, то происходит сгибательный рефлекс сначала этой же конечности, затем контралатеральной задней, затем одноименной передней, наконец, контралатеральной передней.

Пфлюгер представил себе, что существует общий строго определенный порядок распространения волн по центральной нервной системе. Однако впоследствии выяснилось, что раздражению каждого отдельного участка тела соответствует свой ход распространения процесса возбуждения. Иррадиация является обязательной везде, но протекает она по различным путям, в зависимости от того, куда наносится раздражение и с каким видом животного мы имеем дело. Этот избирательный характер иррадиации, обусловленный тормозным влиянием, чрезвычайно важен. Тормозное влияние закрывает множество путей и оставляет открытыми только некоторые пути.

Нам удалось установить еще интересные факты взаимоотношений различных афферентных систем, основанные на участии тормозного процесса.

В нашей сетчатке имеется два рода светочувствительных элементов. Это палочковый и колбочковый аппараты. Палочковый аппарат — высокочувствительный, рассчитанный на действие слабого света, обеспечивающий нам ночное зрение. Колбочковый аппарат — с более низкой чувствительностью, обеспечивает нам дневное видение. Эти факты были давно известны. Но мысль о том, что между афферентными системами может существовать определенное взаимодействие, привела нас к желанию специально испытать взаимоотношения между палочковым и колбочковым аппаратами сетчатки. И оказалось, что между ними действительно существуют определенные антагонистические или реципрокные отношения, которые выражаются в том, что адаптационный процесс, протекающий в палочковом аппарате, стоит в зависимости от действия колбочкового аппарата. В сумерках, когда оба эти аппарата могут действовать, потому что палочковый аппарат еще в состоянии работать, но уже вмешивается и деятельность колбочкового аппарата, ясно выступают явления торможения. Наряду с этим благодаря тому, что колбочки сконцентрированы в центральной части сетчатки, свободной от палочек, и занимают относительно малое место в периферической палочковой зоне, обнаруживаются реципрокные отношения между центром и периферией сетчатки и соответственно между участками поля зрения.

Такие же отношения были раньше показаны английским невропатологом Хэдом в отношении кожной чувствительности, где удалось видеть, что болевая чувствительность, предоставленная самой себе, освобожденная от влияния утонченной тактильной чувствительности, принимает чрезвычайно бурный характер, проявляется в виде нестерпимой боли, вызывающей у человека крик и бурные движения, тогда как в обычных условиях

раздражения той же интенсивности, наносимые на кожную поверхность, вызывают ограниченную двигательную реакцию и вполне терпимую боль. Это явление было истолковано Хэдом как результат «наслоения» на примитивную первичную болевую чувствительность более высокой утонченной тактильной чувствительности, которое повело к ослаблению болевого эффекта и к ограничению иррадиации возбуждения, связанного с действием болевого раздражителя, в результате чего само ощущение боли стало более умеренным и реакция менее бурной.

Этим работам Хэда задолго предшествовали исследования нашего отечественного автора, известного всем биохимика А. Я. Данилевского, который аналогичное явление наблюдал на лягушке. Изучая вслед за Сеченовым спинальные рефлексы, Данилевский показал, что рефлекс выдергивания лапки, погружаемой в раствор кислоты, слагается из двух рефлексов. Сначала при погружении лапки в стакан с раствором кислоты происходит легкое движение стопы, а вслед за этим наступает вытаскивание лапки из раствора кислоты. Данилевский истолковал это явление как результат раздражения различных рецепторов кожи. Он назвал первый рефлекс вздрагивания стопы «тактильным» рефлексом, а рефлекс вытаскивания лапки из кислоты, более бурный, более поздно наступающий, «страстным» рефлексом. Перерезая различные проводящие пути спинного мозга, Данилевский показал полную раздельность этих двух рефлексов. Оказалось, что проводящими путями для первого рефлекторного акта, для небольшого вздрагивания стопы, являются задние столбы спинного мозга, тогда как «страстный» рефлекс не исчезает, несмотря на перерезку разных участков спинного мозга. Оказалось, что эта болевая чувствительность, как предполагал Данилевский, проводится по целому ряду различных столбов и не может быть легко выключена.

Раздельность этих двух рефлекторных реакций опять-таки приводит к тому, что афферентные системы, приносящие импульсы к центральной нервной системе, определенным образом взаимодействуют друг с другом и могут давать известное ограничение рефлекторных актов.

Чрезвычайно важна та бурная реакция на болевое раздражение, которую Хэд наблюдал у самого себя после перерезки и сшивания одного из чувствительных нервов в тот период, когда наступила регенерация волокон болевой чувствительности, но еще не наступила регенерация волокон тактильной чувствительности.

Можно привести бесконечное число примеров, в которых выступают явления взаимодействия афферентных систем, ограничивающих деятельность других систем. Одним из разительных примеров является реакция нистагма. Сотрудник Кафедры ушных болезней Военно-медицинской академии Г. Е. Жуков наблюдал следующее явление.

Если кролика подвергнуть вращению и вызвать у него вращательный нистагм, то этот нистагм у него прекращается через несколько секунд после прекращения вращения. Если же кролику надеть маску или завязать глаза и подвергнуть его такому же вращению, то можно увидеть, что при закрытии глаз нистагм может продолжаться до 10 мин. Как только глаза откроют, нистагм прекращается. В данном случае определенный рефлекторный акт, вызванный раздражением вестибулярного аппарата, задерживается, тормозится под влиянием светового воздействия.

Много отчетливых примеров можно наблюдать в области зрения. Достаточно подвергнуть наш зрительный прибор действию более или менее яркого света, для того чтобы наступили вслед за этим последовательные образы. Эти образы могут в темноте держаться целыми минутами

и десятками минут, но достаточно дать небольшое освещение, чтобы они исчезли.

Тут особенно важно то, что определенные процессы, протекающие в центральной нервной системе и выражающиеся в длительном возбуждении и в длительной смене явлений возбуждения и покоя, резко обрываются под влиянием световых раздражений. Но они продолжают протекать в центральной нервной системе. В данном случае свет не уничтожает, а маскирует эти процессы. В определенных условиях торможение выражается не только в том, что прекращается та или иная деятельность, а в том, что маскируются процессы, происходящие в центральной нервной системе. Таких примеров маскировки можно опять-таки привести бесконечное количество, но в этом едва ли есть надобность.

Посмотрим, какое значение имеют явления торможения в координации наших двигательных актов. Еще в 80-х годах прошлого столетия Н. Бубнов в лаборатории Гейденгайна и вместе с ним установил следующий важный факт. Они продолжали исследования Фритча и Гитцига, которые показали, что электрической стимуляцией определенной извилины коры мозга можно вызвать определенные двигательные акты. Бубнов и Гейденгайн впервые показали, что при электрической стимуляции той области, которую Фритч и Гитциг рассматривали как двигательную область, можно получить не только эффект возбуждения, но и эффект торможения.

Дальнейшая разработка этих данных, с одной стороны, Н. Е. Введенским, а с другой стороны, английским физиологом Шеррингтоном привела к установлению чрезвычайно важного факта, что при раздражении каждого участка так называемой двигательной области больших полушарий одновременно возникают и явления возбуждения, и явления торможения, о чем мы судим в зависимости от того, за какими мышцами мы наблюдаем. Если наступает акт сгибания, то этот акт осуществляется не только за счет сокращения сгибательной мускулатуры, но и за счет расслабления мускулатуры разгибательной. Если наступает акт отведения, то тормозятся приводящие мышцы. Дело не в механической борьбе антагонистических мышц, а во внутрицентральной борьбе процессов возбуждения и торможения.

Таким образом, было установлено понятие о реципрокной иннервации антагонистических мышц. Но мы хорошо знаем, что одни и те же мышцы могут работать как антагонисты и как синергисты. Раздражением различных участков коры или различных периферических чувствительных нервов можно добиться того, что в зависимости от интенсивности и места приложения раздражителя мы будем вызывать процессы возбуждения и торможения в различных мышечных группах. Если две мышцы выступают как синергисты, то обязательно в то же время какие-то две другие мышцы оказываются в антагонистическом положении. Эти координационные отношения установлены уже в самом спинном мозгу. Но в зависимости от того, имеем ли мы дело только с одним отделенным от головного мозга спинным мозгом или со спинным мозгом, стоящим под влиянием среднего или среднего и межуточного мозга, или, наконец, всей центральной нервной системы, мы получаем различные двигательные эффекты при раздражении одних и тех же периферических нервов.

Это обстоятельство чрезвычайно важно, так как оно свидетельствует о том, что в процессе эволюции соотношения между отдельными группами нервных элементов, впадающих в процесс возбуждения и процесс торможения и осуществляющих влияние на те или иные мышечные группы,

претерпевают определенные перестройки. Существует определенная, чрезвычайно сложная картина динамических взаимоотношений между отдельными участками центральной нервной системы, которые обеспечивают нам возможность выполнения самых разнообразных, более или менее сложных, более или менее распространенных двигательных актов.

Но особенно важно, что, согласно исследованиям И. П. Павлова, все эти координационные отношения, заложенные в спинном мозгу и подкорковых отделах центральной нервной системы, могут в индивидуальной жизни быть перестроенными за счет временных связей, которые осуществляются деятельностью коры больших полушарий.

Отсюда возникло учение И. П. Павлова о двух видах центрального торможения — о так называемом внешнем торможении, по терминологии Ивана Петровича, которое является врожденным, является проявлением тех координационных отношений, которые сложились в эволюционном процессе и наследственно фиксированы, и теми формами торможения, которые возникают в процессе индивидуальной жизни и ведут к новым взаимоотношениям, к новому избирательному распространению тормозного процесса, а соответственно этому и в результате этого — к новым путям распространения процесса возбуждения и вовлечения тех или иных отделов в деятельное состояние. Это встречающееся в индивидуальной жизни торможение Иван Петрович обозначил словами «внутреннее торможение».

Значение возникновения этого внутреннего торможения, перестраивающего координационные отношения, очень велико. В результате образования временных связей возникают новые рефлекторные акты, эти новые рефлекторные акты тормозят проявление некоторых врожденных рефлексов и ведут к новым координационным отношениям. Эти установленные И. П. Павловым и его сотрудниками данные представляют двоякий интерес. С одной стороны, они являются свидетельством приспособительной деятельности организма всех животных и в особенности организма человека, с другой стороны, они являются ключом к пониманию того, как в эволюционном процессе складывались координационные отношения и как возникла та сложная картина динамического распространения возбуждения и торможения, которую мы называем избирательным распространением.

Учение И. П. Павлова на примере индивидуальной жизни отдельных организмов вскрывает нам закономерности формирования нервной деятельности в филогенезе. Иван Петрович сам отчетливо формулировал эту мысль, говоря, что условные рефлексы показывают нам, как формируются рефлекторные акты, как формируются координационные отношения и, следовательно, вскрывают общие закономерности нервной деятельности. Тут сразу возникает вопрос, каковы же взаимоотношения между внутренним и внешним торможением, между тем торможением, которое вырабатывается в процессе индивидуальной жизни, и тем торможением, которое наследственно передано нам, которое сложилось в течение многих тысячелетий и миллионов лет у наших предков и передается по наследству следующим поколениям. Отсюда, естественно, встает ряд новых вопросов. Для того чтобы ответить на эти вопросы, нужно знать, что же представляют собой явления торможения, каков их внутренний механизм и каково отношение различных случаев торможения к тому, что характеризуется словом «возбуждение».

Но этим дело не ограничивается. Есть еще случай торможения, чрезвычайно важный с биологической точки зрения и требующий своего раз-

решения в смысле понимания самого интимного механизма явлений. Мне и моим сотрудникам удалось установить целый ряд фактов, свидетельствующих о том, что как в процессе филогенеза, так и в процессе онтогенетического развития со стороны нервных элементов оказываются определенные влияния, длительные, упорные, систематические влияния на различные органы и ткани. Мало того, внутри центральной нервной системы непрерывно происходит определенное влияние вышестоящих, эволюционно позже сложившихся аппаратов на нижележащие отделы центральной нервной системы, причем тут речь идет на первых порах о тормозном влиянии, о задерживающем влиянии, которое, однако, благодаря постоянному, неуклонному повторению ведет к полной перестройке функциональных отношений иннервированных тканей. И это в равной мере касается как рабочих органов, рабочих тканей. так и тех нервных элементов, которые стоят под контролем вышестоящих нервных центров.

Это влияние сводится к тому, что контроль нервной системы, в значительной степени ограничивает присущий всем тканевым элементам организма автоматизм, т. е. способность проявлять свою активность под влиянием местной химической и физической среды, под влиянием факторов химических и физических.

В процессе индивидуального развития, например в первые дни постнатальной жизни животных, можно наблюдать, как постепенно возникает деятельность мускулатуры пищеварительного канала, мускулатуры желудка. В первый день у некоторых животных мускулатура находится в полном покое. Со вторых суток она начинает проявлять медленную тоническую деятельность. На третьи—четвертые сутки появляются активные сокращения, ритмические, протекающие в виде правильного ритма. Но затем в те периоды, когда уже начинают действовать вросшие туда нервы, наступает периодическое прекращение ритмики. Со стороны центральной нервной системы оказывается в определенные периоды временное тормозящее влияние на ритмику. В конце концов эта ритмика может быть полностью подавлена. На скелетной мускулатуре мы наблюдаем те же явления.

Я и мои сотрудники подвергли систематическому изучению всем известный феномен Вюльпиана — Гейденгайна. Речь идет о том, что после перерезки моторного нерва мышца приобретает способность реагировать на раздражение чувствительных нервов. Для этого требуется несколько суток после перерезки. Нужно, чтобы прошло пять суток после перерезки моторного нерва языка, для того чтобы язычный нерв начал вызывать сокращение мышц языка. Эти явления были проверены на большом круге мышц различных животных. В частности, были подвергнуты изучению мышцы насекомых. Выяснилось, что аналогичные явления происходят и там. Достаточно перерезать нерв той или иной конечности насекомого, для того чтобы через некоторое время эта конечность начала реагировать на химические раздражители, которые в норме не вызывают эффекта, в первую очередь на ацетилхолин. То же самое наблюдается на мускулатуре млекопитающих. Моторно денервированная мышца начинает реагировать на целый ряд химических раздражителей. Оказывается, в зависимости от того, с каким организмом и с какой мышечной группой мы имеем дело, требуются различные сроки, для того чтобы после перерезки моторного нерва произошла такая перестройка функциональных свойств ткани, которая выражается в способности реагировать на раздражение чувствительного нерва и на целый ряд химических возбудителей.

В онтогенезе можно проследить, что без перерезки нерва мышца на раннем этапе развития сначала отвечает на большой ряд химических раздражителей, который постепенно суживается, и в конце концов мышца перестает реагировать на все раздражители, кроме одного, а иногда не реагирует ни на один. Тут мы имеем сочетание явлений торможения, ограничения деятельности, связанное с определенными трофическими изменениями, с определенной перестройкой функциональных свойств. Спрашивается, как толковать все эти различные формы торможения: 1) имеющие значение только для установления более точного отношения к раздражителям внешнего мира и способствующие более четкой оценке в нашем сознании того, что происходит в окружающем мире, 2) те случаи торможения, которые участвуют в координации двигательных актов, быстро протекающие, развивающиеся в течение долей секунды, 3) те явления, которые действуют на протяжении всей жизни, ведут к ограничению деятельности, как показывают опыты с деафферентированной конечностью, и, наконец, 4) те случаи торможения, которые в течение всего процесса индивидуального развития складываются и ведут к установлению определенной функциональной характеристики. Можно ли их все рассматривать как проявление одной и той же функции, одного и того же интимного процесса или нужно допустить целый ряд механизмов, которые обеспечивают эти формы торможения.

Здесь мнения расходятся. Вероятно, в тех докладах, которые последуют после моего выступления, будут высказаны различные точки зрения. Одни авторы будут утверждать или стараться доказать единство различных форм торможения. Другие скажут: нет, явления торможения происходят на основе различных механизмов.

Таким образом, приходится сказать, что в настоящий момент мы не можем дать ответа на этот вопрос. Но этот вопрос требует серьезного к себе отношения и самого упорного и систематического изучения.

Могут быть два выхода. Мы можем прийти к заключению, что все механизмы торможения представляются различными. Мы сохраняем в этом случае термин «торможение» для всех явлений угнетения, подавления деятельности со стороны нервной системы.

С другой стороны, можно поставить вопрос иначе. Можно ограничить круг явлений, которые мы будем называть торможением, и подогнать под этот термин только те случаи торможения, которые имеют общий механизм. Тогда нужно для всех остальных явлений подавления деятельности, имеющих не менее важное значение, чем тот круг явлений, который мы обозначим словом «торможение», придумать соответствующую терминологию и ее придерживаться.

Очевидно, что советские физиологи должны этим заняться и должны дать на эти вопросы какой-то определенный ответ или по крайней мере установить какое-то соглашение между собой, для того чтобы в дальнейшем в явлениях не путаться и не устраивать ненужных дискуссий там, где речь идет о необходимости охватить своим знанием и пониманием все физиологические явления, которые фактически имеют место.

Я говорю, что это должно быть задачей именно советских исследователей, потому что нигде такого внимания не уделяли изучению торможения, как в нашей стране.

Я должен напомнить, что явления торможения в нервной системе были установлены впервые И. М. Сеченовым. Сеченовым было показано, что явления торможения в центральной нервной системе могут носить различный характер. И. П. Павловым было показано, что явления тор-

можения возникают в определенных случаях в коре головного мозга и обеспечивают организму возможность создавать новые координационные отношения и перестраивать формы деятельностей. И. П. Павловым установлено понятие внешнего и внутреннего торможения.

Наконец, что особенно важно в этом отношении, это исследования Н. Е. Введенского, который под влиянием работ И. М. Сеченова занялся специально изучением механизма торможения в центральной и в периферической нервной системе.

Я должен раздельно рассмотреть две группы работ Н. Е. Введенского. Одна посвящена вопросу о соотношении между раздражением и возбуждением при тетанусе. Нанося серии раздражений на двигательный нерв лягушки, Н. Е. Введенский установил чрезвычайно важные факты. Именно, он показал, что явления протекают циклически, нервный процесс есть циклический процесс. Эти работы Николая Евгеньевича я считаю особенно важными для нас. Николай Евгеньевич показал, что при каждом отдельном стимуле, падающем на двигательный нерв, возникает фаза возбуждения, фаза угнетения, или рефрактерная фаза, и вслед за этим экзальтационная фаза. Из этих трех фаз — возбуждения, рефрактерной фазы и экзальтационной — и слагается нервный цикл. Это явление в высшей степени важное. До Введенского понятие «рефрактерности» применялось только в отношении мускулатуры сердца, неспособной к тетанусу. Николаю Евгеньевичу удалось показать, что эти же явления рефрактерности наблюдаются в нервном волокне и в поперечнополосатой скелетной мышце.

Несколько позже А. А. Вальтеру удалось показать, что при помощи мускарина можно укоротить рефрактерную фазу сердечной мышцы и привести сердце к способности давать тетанические сокращения.

Учение Введенского о цикличности процесса состоит в том, что каждому нервному элементу и каждому мышечному элементу свойствен определенный цикл, что этот цикл имеет различную продолжительность. В результате этого для каждого нервного волокна нужно применять определенные оптимальные интервалы между отдельными импульсами раздражения, для того чтобы получать оптимальный эффект, не применять слишком частых раздражений, которые могут попадать на рефрактерную фазу и будут вести к наступлению пессимальных явлений. Ключ к пониманию целого ряда тормозных явлений дается именно работами Н. Е. Введенского.

Исходя из этих работ, Николай Евгеньевич в дальнейшем показал, что, воздействуя на двигательные нервы лягушки различными физическими и химическими раздражителями большей или меньшей силы, в особенности сильными и длительно действующими раздражителями, можно вызвать в нервном волокне такие изменения, которые выражаются целым рядом фазовых явлений, свидетельствующих о последовательных изменениях функциональных свойств нерва и приводящих к тому, что нерв впадает в состояние невозбудимости, в состояние неспособности передавать возбуждение и должен рассматриваться как заторможенный. Эти явления Н. Е. Введенский обозначил словом «парабиоз» и показал, что парабиоз является универсальной реакцией нервного вещества на самые разнообразные внешние раздражители.

Учение о парабиозе и о тех фазовых явлениях, которые в конце концов приводят к возникновению парабиотического состояния, является чрезвычайно важным и плодотворным как с физиологической, так и с клинической точки зрения. Фазовые явления были полностью использованы

И. П. Павловым в его учении о неврозах и в учении о переходных состояниях от бодрствования ко сну.

Нашей задачей должно явиться выяснение вопроса, нужно ли все явления торможения, с которыми приходится иметь дело при изучении нервной системы, рассматривать как проявления парабиоза или нужно подходить к ним иначе.

Совершенно бесспорно, что целый ряд тормозных явлений, наблюдающихся как в физиологическом эксперименте, так и при рассмотрении клинических симптомов, можно с полным правом и без всякой ошибки рассматривать как проявление парабиотического состояния. Но я думаю, что было бы большим насилием над теорией парабиоза, если бы мы вздумали все явления торможения рассматривать как парабиотическое состояние. Нам приходится иметь дело с тормозными состояниями, которые длятся тысячную долю секунды. Неужели можно представить себе, чтобы эти явления носили характер парабиоза.

Если мы обратимся к работе Н. Е. Введенского о цикличности процессов, происходящих в центральной и периферической нервной системе под влиянием одиночных импульсов, и о том, что самый процесс возбуждения несет в себе определенную фазу торможения, которая сопровождается далее экзальтационной фазой, то это учение о цикличности основного единого нервного процесса даст нам возможность понять все формы взаимоотношений между возбуждением и торможением, с которыми приходится иметь дело.

Учение Введенского заключает в себе чрезвычайно важный момент — момент, свидетельствующий о том, что циклы в разных элементах имеют различную длительность. Мы имеем элементы с очень короткими циклами, следовательно, способные к очень частому повторению циклов, отличающиеся большой подвижностью, лабильностью, и имеем нервные элементы, в которых эти циклы занимают более значительные отрезки времени.

Если мы к этому присоединим те данные, которые установлены мной и моими сотрудниками относительно возможности изменения функциональных свойств различных тканей, в частности мышечной и нервной ткани, под влиянием некоторых образований, в частности под влиянием вегетативных нервных волокон, то мы получим картину довольно свободного изменения этих циклов.

Как можно себе представить изменение циклов? Достаточно просто обратиться к явлениям всех волнообразно протекающих процессов. Мы можем иметь дело с настоящей синусоидой, когда положительные и отрицательные фазы равновесны. Но мы можем иметь процессы, при которых соотношение между фазами резко изменяется. Можно не только укоротить или удлинить циклы, но можно изменить соотношение между фазами. Можно иметь короткий период возбуждения с длительным периодом рефрактерной фазы, и можно иметь, наоборот, длинный период возбуждения с короткой рефрактерной фазой.

За счет изменения функциональных свойств, с одной стороны, изменения длины циклов, а с другой стороны, изменения соотношения между отдельными фазами, входящими в циклы, наконец, за счет большей или меньшей синхронизации циклов отдельных элементов нервной системы можно себе представить картину, когда внешние проявления примут характер возбуждения или торможения.

Эти явления привлекли внимание и А. А. Ухтомского, который занялся изучением подвижности и соотношения между фазами (т. е. того, что требуется для осуществления всего цикла).

Нашу задачу и должно составить обязательное систематическое изучение нервного процесса с этой точки зрения. Тогда отпадут споры, которые сейчас имеют место относительно того, имеем ли мы дело с двумя разными процессами в нервной системе или с единым нервным процессом, который несет в себе элементы возбуждения и элементы торможения.

Я лично склонен думать, что процессы возбуждения и торможения представляют собой двоякое проявление единого нервного процесса.

Нет отдельного возбуждения и не может быть отдельного торможения. Возбуждение не может протекать иначе, как сопровождаясь в некоторых случаях тормозным процессом.

Если мы общими усилиями, усилиями разных школ, пользующихся разными методами исследования, производящих разные формы экспериментов, объединимся для разрешения этой основной проблемы физиологии нервной системы, то мы окажем существенную помощь и физиологии, и клинике.

В клинике явления торможения приобретают совершенно экссквизитные проявления. Достаточно указать на то состояние ступора, которое мы видим у кататоников и у других нервных больных, для того чтобы считать проблему торможения одной из важнейших проблем медицинской науки. И вот такое длительное, упорное состояние торможения, которое проявляют эти больные, требует особого к себе внимания. Не только теоретический интерес заставляет нас заниматься этой проблемой, но непосредственные требования практической медицины.

Но для того чтобы полностью разобраться во всей этой картине, нужно помнить одно важное обстоятельство. Прежде всего не смешивать явления периферического торможения с явлениями центрального торможения. Далее, не смешивать явления торможения с явлениями перестройки функциональных отношений. Перестройка функциональных отношений, изменение функциональных свойств, адаптационно-трофическое влияние — это все явления, выросшие на почве тормозных процессов. Нельзя смешивать самый процесс торможения с теми последствиями, которые возникают под влиянием тормозного процесса.

Я совершенно уверен, что серия докладов, которые должны последовать за моим выступлением, раскроет перед нами всю картину наших физиологических представлений о явлениях торможения и приведет к тому, что мы объединимся, для того чтобы найти правильный ответ на эту волнующую всех физиологов и чрезвычайно важную для клиники проблему торможения.



ОСНОВНЫЕ ВЕХИ ИЗУЧЕНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕБЕНКА [1]

Изучение высшей нервной деятельности ребенка естественно вытекает из принципов классического учения И. М. Сеченова и И. П. Павлова, вполне соответствующих марксистско-ленинским философским установкам. Изучение высшей нервной деятельности ребенка в процессе его развития является необходимой базой для понимания закономерностей высшей нервной деятельности взрослого человека, так как оно дает возможность проследить шаг за шагом формирование тех сложных отношений, которыми характеризуется разнообразная и чрезвычайно продуктивная деятельность человека.

Необходимо учитывать, что высшая нервная деятельность человека является продуктом эволюционного и исторического развития и в ней отражаются не только передающиеся по наследству (безусловные) и вырабатывающиеся в индивидуальной жизни (условные) рефлексы различной степени сложности, общие человеку и животным, но еще и специфически человеческие проявления, позволяющие человеку преемственно получать и использовать опыт предшествующих поколений, накопленный в многовековый период исторического развития человечества. Мы придаем исключительное значение тому обстоятельству, что человек принадлежит к числу так называемых незрелорождающихся организмов и притом является среди них самым незрелорождающимся. Его рефлекторные акты к моменту рождения еще далеко не заканчивают своего развития, и ребенок попадает под влияние внешней как природной, так и общественной среды в то время, когда еще продолжается формирование рефлексов, обогащение, «наслаивание» поздно возникающих на ранее возникшие, их взаимодействие и перестройка.

В это же время, уже с первых дней постнатальной жизни, начинают устанавливаться временные связи, возникают условные рефлексы на базе уже готовых и еще формирующихся врожденных рефлексов. Часть этих условных рефлексов основана на неизбежном естественном совпадении с рефлексами различных раздражений — это «натуральные», по терминологии Павлова, условные рефлексы. Другая, более значительная, обусловлена умышленным и неумышленным воздействием людей в процессе ухода за ребенком, его воспитания и обучения, а в случае нашей работы еще и экспериментирования. Все это «искусственные», по терминологии Павлова, условные рефлексы.

Среди условных возбудителей особое значение приобретают словесные раздражители, являющиеся, по павловской терминологии, раздражи-

---

[1] Доклад на VIII съезде Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов, Киев, 25 мая 1955 г. Журн. высш. нервн. деятельн., т. 5, в. 5, 1955.

телями «второй сигнальной системы». В раннем возрасте они вступают в связь с наличными безусловными и условными рефлексами, как и все другие раздражители, но с конца второго года или несколько раньше они приобретают особое значение, обеспечивая явления обобщения и отвлечения, приобретая смысловое значение, давая ребенку возможность контакта с другими детьми и взрослыми, являясь средством отчета о собственном состоянии и действиях, о конкретных объектах и явлениях внешнего мира, о живых существах, об отношениях между событиями внешнего мира.

Наши исследования носят характер начальных поисковых работ, предназначенных для установления основных вех на всех названных этапах развития высшей нервной деятельности ребенка.

Мы не претендуем на новизну получаемых нами фактов, не беспокоимся о приоритете, с большим интересом и уважением относимся к богатым, ценным результатам исследований наших предшественников, накопивших интереснейший материал по проблеме высшей нервной деятельности ребенка. Нам нужно самим собрать факты, хотя бы уже ранее установленные другими, но собрать их по определенной системе, в которой отдельные звенья были бы связаны между собой внутренней единой идеей.

Наши исследования охватывают пока отдельные участки программы, но мы стремимся для каждого этапа развития изыскать адекватные приемы исследования, которые охватывают широкий диапазон возрастов от момента рождения как доношенных (после 40 недель внутриутробной жизни), так и недоношенных (с 32-й недели от зачатия) детей и до 14—15-летнего возраста.

Мы считаем необходимым использовать одновременно несколько приемов исследования, потому что в одном и том же возрасте разные показатели (критерии) могут дать разные результаты в зависимости от степени развития анализаторов и отдельных уровней центральной нервной системы, а также предшествующего индивидуального опыта детей.

Настоящее сообщение является не обзором всего того, что нами накоплено за последние годы, а только попыткой установить определенные пути исследования и иллюстрировать их отдельными фактами из наблюдений руководимого мной коллектива сотрудников.

При изучении детей самого раннего возраста (первые дни и недели постнатальной жизни доношенных и недоношенных детей) мы наблюдали общий характер двигательных актов всего тела, включая мускулатуру лица, и реакцию на различные раздражители (свет, звук, массивные тактильные раздражения). В периоды двигательного покоя раздражители вызывают общее разлитое тоническое движение всего тела в форме дорзального изгибания спинки, запрокидывания головки, сгибания нижних конечностей и обнимательного сближения ручек. Короткие периоды покоя сменялись периодически наступающими атетотическими движениями. Начиная с 34-й недели развития раздражения звуком, а позже и светом, при нанесении их в периоды атетотических движений, тормозили их (А. В. Войно-Ясенецкий и М. С. Мелик Парсаданян).

При наблюдении за личиком недоносков удалось видеть опять-таки периодическую смену легких движений век и губ, которая позволяла судить об исходном состоянии нервной системы при нанесении тех или иных раздражений. Эти смены состояний можно рассматривать как нечто предшествующее развитию периодической смены сна и бодрствования и лишь условно обозначать этими словами. Периоды покоя и активности, очень короткие, постепенно удлиняются и, наконец, приобретают характер

истинного сна и бодрствования. Умеренной силы раздражения вызывают различные эффекты в зависимости от исходной фазы общего состояния.

Был прослежен ход развития рефлекса на легкое дуновение из маленького баллончика. Обнаружилось постепенное развертывание рефлекторного акта: постепенное расширение рефлексогенной зоны, распространение движения на все большие группы мышц, начиная с легкого вздрагивания век, через жмурение, к общему движению лицевой мускулатуры и наконец, к ритмическим поворотам головки из стороны в сторону (Н. А. Итина).

Существенно важный ряд вопросов: какие изменения претерпевает тот или иной рефлекс в процессе развития ребенка, возможна ли выработка условного рефлекса в период формирования безусловного, какую он приобретает форму и оказывает ли влияние на безусловный — был изучен нами на примере подошвенного рефлекса — рефлекторного движения пальцев ноги при штриховом раздражении подошвы.

Как известно, этот рефлекс у нормальных взрослых людей протекает в форме подошвенного сгибания пальцев, при некоторых патологических процессах «извращается», принимая форму тыльного сгибания (симптом Бабинского). Известно также, что у обезьян в норме он имеет форму тыльного сгибания, так же как у детей раннего возраста.

Наша сотрудница Д. Б. Малаховская проследила за этим рефлексом с первых суток постнатальной жизни. Оказалось, что в первые сутки или иногда в первые несколько часов он протекает в форме подошвенного сгибания пальчиков, затем на срок до трех месяцев приобретает характер тыльного сгибания, после чего на долгое время становится неустойчивым, протекая то в форме тыльного, то подошвенного сгибания, и притом не только различно у разных индивидуумов, но и у одного и того же ребенка при повторных пробах в один и тот же день можно наблюдать то тыльное, то подошвенное сгибание, и только к концу третьего или началу четвертого года рефлекс прочно устанавливается в форме подошвенного сгибания. Характерно, что во все эти периоды рефлекс протекает во время сна в форме тыльного сгибания. Очевидно, что при сонном торможении коры мозга происходит «раскрепощение» рефлекса более ранней формы.

Путем сочетания во времени штрихового раздражения стопы со звуковыми и световыми раздражениями удавалось вырабатывать у детей раннего возраста условные рефлексы, которые обычно соответствовали по форме безусловному рефлексу данного возрастного периода. Однако в большом числе случаев наблюдалась парадоксальная, на первый взгляд, картина: не только в периоды неустойчивого характера безусловного рефлекса условные протекали то в том, то в другом направлении, но и в периоды устойчивости часто наблюдалось «извращенное» течение условного рефлекса. В раннем возрасте при установившемся тыльном характере безусловного рефлекса условный проявлялся в форме подошвенного сгибания, в более поздний период при установившемся подошвенном сгибании условный рефлекс протекал в форме тыльного сгибания.

Этот парадокс становится понятным, если помнить, что при наличии антагонистических групп мышц в центральной нервной системе одновременно возникают процессы возбуждения и торможения, идет борьба этих процессов в центрах антагонистических мышц и в каждом из них возникают фазы возбуждения и торможения, а условный раздражитель вступает в связь как с положительной, так и с отрицательной фазой. Напомню, что аналогичные явления наблюдались в опытах Ю. М. Конорского и

С. Миллера на собаках и были предметом обсуждения на павловских «средах».

Но особенно интересно, что в этих случаях при повторных сочетаниях условного раздражителя с безусловным последний вскоре тоже начинал протекать в обратном направлении, т. е. выступало изменение формы безусловного рефлекса под влиянием условного (Д. Б. Малаховская).

Ценные результаты дало изучение сосательного рефлекса. Уже в первый час после рождения вкладывание в рот младенца стерилизованной соски — пустышки, связанной с мареевской капсулой, вызывает отчетливые сосательные движения, которые можно наблюдать глазом и регистрировать графически.

Сосательный рефлекс при длительном пребывании соски во рту протекает в форме более или менее длительных периодов сосательных движений, сменяющихся периодами покоя (А. И. Бронштейн).

Наступление периодической смены активности и покоя, основанной на смене возбуждения и торможения в центральной нервной системе, описал И. М. Сеченов еще в начале 70-х годов прошлого столетия при длительном раздражении кожи или центрального отрезка седалищного нерва лягушки. Эта периодичность сказывалась не только в смене периодов наличия или отсутствия рефлекторных движений лягушки, но и в смене состояний возбудимости отдаленных сегментов спинного мозга и в смене периодов наличия и отсутствия электрической активности центральной нервной системы.

Нанесение различных раздражений вызывает в период покоя возобновление небольших групп сосательных движений, во время активности — торможение сосательных движений. Из примененных раздражителей наибольший процент тормозных эффектов дали звуковые раздражители, затем свет, меньше — дуновение на кожу щек и наименьший — раздражение кожи кисточками различной жесткости.

В настоящее время мы не можем сказать, обусловлена ли эта разница в тормозящей роли различных раздражителей различной физической силой примененных раздражений разной модальности, неодинаковой их физиологической ролью или, наконец, различной степенью зрелости соответствующих анализаторов.

Наличие в первые же дни постнатальной жизни ребенка сосательного рефлекса и тормозных влияний со стороны различных афферентных систем, протекающих по типу внешнего торможения, позволило судить о готовности анализаторов к функционированию и использовать этот критерий для изучения анализаторной способности. В первую очередь был подвергнут изучению слуховой анализатор. Оказалось, что при повторном применении одного и того же звука эффект постепенно ослабевает и сходит на нет, т. е. носит характер гаснущего тормоза. Это заставило думать, что гаснущее торможение связано с ориентировочным рефлексом, что вполне соответствует взглядам И. П. Павлова на тормозное влияние ориентировочного рефлекса и на возможность судить о функции анализатора по тормозящему влиянию на другие рефлексы (А. И. Бронштейн и Е. П. Петрова, А. И. Бронштейн и А. Г. Каменецкая).

Чрезвычайно интересно, что после угасания тормозного влияния определенного звука замена его другим, отличающимся по силе, высоте, тембру и даже по направлению, снова приводит к торможению сосательного рефлекса; это свидетельствует о наличии «первичного различения», по павловской терминологии, уже в первые дни постнатальной жизни, о том, что само угасание, растормаживающееся под влиянием новых

качеств звука, носит характер «внутреннего» торможения. Важно также наличие пространственной локализации звука у новорожденного, что указывает на врожденный механизм пространственного слуха (А. И. Бронштейн).

Переходя к возрасту от 10 месяцев до 3 лет, я должен прежде всего отметить возможность формирования в этом возрасте условных рефлексов на словесные раздражения и использования словесных реакций ребенка.

Одним из приемов является подача ему предмета и произнесение названия. Тут приходится считаться с различной ролью анализаторов. С одной стороны, они обеспечивают оценку качеств подаваемого предмета, с другой — пространственное его положение, с третьей — оценку словесного раздражения по слуху и по зрению (мимика говорящего).

Отсюда возникновение и взаимодействие различных рефлекторных реакций ребенка:

1) ориентировочной реакции на слово, как на всякий звуковой раздражитель;

2) ориентировочной реакции на подаваемый (в наших опытах всегда с другой стороны) предмет, на его расположение в пространстве, на его вид, на исходящий от него звук, на его форму, величину и т. д.;

3) иногда повторения сказанного слова;

4) в зависимости от возраста стремление взять предмет в руки и сочетать оценку его активным зрением с ощупыванием, по выражению Сеченова, активным осязанием.

Наблюдается постепенный переход от примитивных ориентировочных реакций к этим активным формам анализа раздражителей. У 10—12-месячных детей образующиеся условные рефлексы на слово-название носят исключительно характер простых ориентировочных поворотов головы в ту сторону, откуда подается предмет. В возрасте около полутора лет происходит резкий перелом и переход на активные формы реагирования. В то же время наступают словесные ответы «там» на вопрос «где зайчик» или «где птичка?».

В возрасте 10—12 месяцев выступает значительная разница в роли анализаторов, на которые направлено действие предметного раздражения, — легче всего вступает в связь слово с ориентировочной реакцией на вид, труднее на звук, еще труднее на тактильно-кинестетическое раздражение. Это, по-видимому, связано с быстрым угасанием ориентировочного безусловного рефлекса на звук при относительно медленном еще установлении условной связи, а в случае изолированного тактильно-кинестетического раздражения — с недостаточным еще развитием этого анализатора или, может быть, с конкурентным влиянием собственных рефлекторных актов. У детей 2 лет различие в роли анализаторов сглаживается (З. И. Барбашова).

Выше я указывал на необходимость использования различных критериев, иначе говоря, различных частных методик для оценки аналитико-синтетической деятельности анализаторов на различных уровнях развития. Так, в возрасте от 3 до 7 лет оказалось весьма целесообразным использование плоскостных геометрических фигур (треугольников, квадратов, кругов) различного цвета и величины при обязательном наличии в наборе двух вполне тождественных предметов в качестве раздражителей. Эти геометрические фигуры являлись объектами восприятия и оценки, а в качестве индикаторов реакции ребенка служили: 1) подбор, 2) изображение и 3) словесная характеристика. В более поздние из этой воз-

растной зоны сроки применены также объемные фигуры (пирамиды, конусы, призмы) опять-таки разных цветов и размеров. Оказалось, что легче осуществляется реакция выбора сходного объекта или складывания двух фигур, позже и труднее реакция изображения.

При анализе раздражителей дети раньше подбирают предметы по форме, потом по размеру, позже всего по цвету. Этому обычно предшествует сочетание зрительного анализа с тактильно-кинестетическим — обведение пальцем контуров плоскостных фигур и ощупывание объемных объектов.

При изображении (по заданию «нарисуй такую») дети проявляют в разных возрастах каракульное вождение карандашом, позже попытки различно изобразить круг, квадрат, треугольник; в случае составных фигур рисуют их сначала раздельно, потом вместе, сначала с обратным положением на плоскости и т. д.

При рисовании сначала пользуются любым карандашом из набора карандашей различных цветов и только в более позднем возрасте берут карандаш цвета, соответствующего предъявляемому объекту.

При нарушении условий опыта (путем введения экстрараздражителей или предъявления новых задач) обычно наступает сдвиг в реакции ребенка на более ранний уровень, более поздно возникшие стороны реакции (очевидно, более «рыхлые», «хрупкие», по терминологии Павлова) выпадали раньше более старых и более прочных. Словесная реакция ребенка («спонтанная») отражала его действия, давала оценку ошибочного изображения, показывала разницу между аналитической характеристикой предмета и выполнением собственной реакции (З. В. Денисова)

Этим подчеркивается необходимость параллельного использования разных реакций для оценки аналитической способности анализаторов.

При изучении аналитико-синтетической деятельности тактильно-кинестетического анализатора мы использовали одновременно старые приемы оценки способности ребенка того или иного возраста определять вес и размер предметов путем сравнения и подбора кубиков, уравненных по размеру, но различающихся весом и, наоборот, уравненных по весу, но отличающихся размером. Наряду с этим мы использовали методику А. Г. Иванова-Смоленского для выработки условных двигательных рефлексов, выясняли способность оценки углового смещения руки в локтевом суставе в кинематометре Жуковского и т. д. Выявилась резкая переломная стадия в развитии кинестезии при достижении шестилетнего возраста (Н. В. Суханова).

Выше я упоминал о прогрессивном изменении форм поведения и деятельности ребенка с возрастом. В этом отношении специальный интерес представляют наблюдения, в которых ребенок вводится в комнату, где на столе разложены специально сконструированные предметы различной формы и размеров, имеющие на себе с одной стороны выступающий шип, с другой — соответственного диаметра ямку, допускающую втыкание шипа и построение сложного предмета из двух, трех и более частей. Наряду с этим наличие таких же ямок на поверхности стола допускает втыкание в эти ямки. Подведенный к столу и предоставленный самому себе ребенок начинает брать предметы и манипулировать ими без всякой инструкции со стороны экспериментатора, который только молча присутствует и ведет подробный протокол (Ф. Р. Дунаевский).

Отчетливо выступает последовательная смена манипуляций: таскание предметов в рот, размахивание ими в воздухе, после однократного удара по столу повторные удары тем же предметом или поочередно всеми осталь-

ными. Если один из предметов упадет на пол, начинается либо бросание всех подряд предметов, либо поочередное сбрасывание и поднятие.

В более позднем возрасте эти хаотические реакции уступают место регулярному вождению предметом по столу или трению одного предмета о другой. После случайного попадания шипа одного из предметов в ямку другого или в ямку на поверхности стола начинается систематическое втыкание и составление сложных предметов из двух, трех и более частей или же втыкание разных предметов в дырочки стола, сначала беспорядочно, потом в порядке горизонтальных или вертикальных рядов. Чем старше ребенок, тем более выражена тенденция к переходу от массивных, беспорядочных манипуляций к систематическим, ограниченным и упорядоченным действиям (Ф. Р. Дунаевский).

Несомненно, что это переход от примитивной ориентировочной реакции к более сложным, что это в то же время как бы бифуракция примитивной ориентировочной реакции на два рефлекса: рефлекс «что такое», как говорил Павлов, и рефлекс «что с этим можно сделать». Это зачатки тех сложных актов, которые в конце концов приводят к сложным познавательным процессам, к развитию трудовых процессов и вырастающих на их базе науки, техники, искусств.

Дальнейшее регулярное исследование развития этих деятельностей, их постепенного усложнения и упорядочения представляет большой интерес и должно лечь в основу правильного обучения детей различным трудовым навыкам.

Возвращаясь к вопросу об аналитико-синтетической деятельности, я должен еще остановиться на исследованиях, которые были осуществлены при помощи ряда чашечек одинаковой формы и величины, но различных цветов. Они располагались в различном порядке и служили прикрытием для подаваемого пищевого подкрепления.

Опыты показали, что даже в раннем возрасте рефлексы на отношения преобладают над рефлексами на конкретные свойства раздражителей (Э. Г. Вацуро и М. Д. Кашкай).

Особое внимание я должен уделить исследованиям второй сигнальной системы и ее отношению к активности ребенка.

Кроме описанных выше опытов, касавшихся значения отдельных анализаторов для образования условных рефлексов на слово на базе ориентировочного рефлекса, лежащих в основе усвоения наименования предметов, мы исследовали функциональные свойства слухового и кинестетического анализаторов у сенсорных и моторных алаликов. Выяснилось, что при сенсорной алалии имеют место серьезные нарушения аналитико-синтетической деятельности слухового анализатора, особенно сильно заметные при применении одновременных и последовательных комплексных раздражителей (С. И. Кайданова); у моторных же алаликов оказалась сильно нарушенной вся кинестезия в целом (И. К. Самойлова).

Еще следует сказать о значении тех словесных отчетов, которые мы получаем от детей при изучении у них условнорефлекторной деятельности.

При всех тех формах экспериментирования и наблюдения, о которых только что было сказано, дети «спонтанно» проявляют определенную тенденцию к отчету о том, что происходит. При этом оказывается, что отчет носит различный характер. Именно, у маленьких детей до 4—5-летнего возраста сплошь и рядом выступают словесные высказывания, которые не имеют никакого отношения к тому наблюдению, которое над ними производится. Например, ребенку подают обонятельный раздражитель или

звуковой раздражитель, он выполняет задачу и в то же время говорит: «у нас сегодня были гости», т. е. рассказывает о тех событиях, которые его в этот момент интересуют. Позже, после 5 лет, такие высказывания представляют редкость и дети высказываются по поводу того, что происходит в данный момент.

Во многих случаях наблюдается своеобразное отношение: дети умеют дать отчет о том, что они делают, но не умеют связать свою деятельность с тем, что происходит в окружающей среде.

«Я нажимал грушу», — говорит ребенок при эксперименте по методике А. Г. Иванова-Смоленского. Если его спрашивают: «Когда ты нажимал?», он говорит: «Не знаю», хотя нажимал правильно. Несколько позже дети начинают давать правильные ответы о том, как совпало их действие с тем или иным раздражением, но когда речь доходит до того, что их спрашивают: «Когда выпадала конфетка?», они говорят: «Не знаю». В известный период они говорят, что «нажимал, когда был свет, был огонек», и знают, что «когда нажимал — была конфетка», но что появление конфетки было связано с возникновением света — они еще связать не могут. Полный отчет возникает уже в более позднем возрасте — после 5 лет (А. Н. Циммерман, Я. А. Меерсон).

Нужно обратить внимание еще на значение той методики, которая применяется при изучении высшей нервной деятельности у детей.

Как известно, А. Г. Иванов-Смоленский предложил очень удобный и очень полезный метод исследования условнорефлекторной деятельности у детей и у взрослых. Применяется три варианта. Один вариант — это пассивное нажатие на ручку ребенка, в которую вложен баллон, — при нажатии на баллон выпадает конфетка. При этом выработку условного рефлекса производят так, что повторно вызывают пассивное движение ребенка и подкрепляют конфеткой. Процедура очень близкая к той, которой пользуются при опытах на собаках при пищевом подкреплении, хотя и не вполне аналогичная.

Другой прием заключается в том, что один раз нажимают пассивно на грушу, при этом говорят: «нажми», второй раз это повторяют, а затем только словом «нажми» дают указание, и ребенок нажимает и вызывает выпадение конфетки. Но в известных случаях, после того как связь выработалась, можно эту команду «нажми» опустить, и ребенок уже при действии того или иного условного раздражения сам нажимает на баллон. Так что команда «нажми» служит как бы промежуточным звеном в образовании цепи двух условных рефлексов. Чрезвычайно интересно, что первый прием оказывается вполне адекватным для детей раннего возраста, для детей же более старшего возраста он уже оказывается малоприменимым.

Второй прием с командой «нажми» оказывается вполне применимым для детей среднего дошкольного возраста, но и тут наблюдаются парадоксальные на первый взгляд явления. Они заключаются в том, что у некоторых детей быстро образуются условные связи и они правильно реагируют на раздражитель, у некоторых же детей дело затягивается. Дано 50—60—80—100 раздражений, а рефлекс как будто не образовался. У неопытных наблюдателей создается впечатление, что попался какой-то странный ребенок, у него не вырабатываются условные рефлексы. В действительности же дело заключается в том, что это наиболее дисциплинированные дети, которые ждут «второй команды». Как солдат или матрос не станет выполнять какое-либо действие по первой, подготовительной команде, а ждет второй команды, так и эти дисциплинированные дети ждут второй команды, т. е. приказа «нажми».

Вот если это обстоятельство не учитывать, можно впасть в серьезные методические ошибки. Интересно, что такое толкование вполне совпадает с характеристикой педагогов, которые говорят, что эти дети являются наиболее способными и наиболее дисциплинированными.

Встает вопрос еще о третьем приеме, предложенном В. П. Протопоповым, применявшемся А. Г. Ивановым-Смоленским, применяемым и сейчас многими исследователями. Это уже наиболее сложный прием, но вместе с тем для некоторых возрастных этапов наиболее приемлемый. Речь идет о выработке такого же рефлекса в форме нажатия на баллон, но после предварительной инструкции. Мальчику или девочке объясняют: «если появится свет» или «если появится огонек — нажми». Достаточно одного такого указания, одной такой инструкции, для того чтобы у ребенка 6—7 лет уже сразу с места образовалась нужная реакция. Есть ли это простой условный рефлекс или более сложный акт, мы сейчас рассуждать не будем, но это свидетельствует о том, что с известного возраста предварительная словесная инструкция приобретает особенное значение.

Оказывается, что эта предварительная инструкция может содействовать выработке условной связи и у детей более раннего возраста, даже 3 лет, но прочного условного рефлекса у них не вырабатывается. Прочный условный рефлекс при такой постановке опыта наблюдается только у детей старше 3 лет (Н. Н. Трауготт, Я. А. Меерсон, Л. Г. Санькова).

Дальше интересно, что если делается попытка выработать дифференцировку, т. е. заставить ребенка реагировать нажатием на баллон при свете одного цвета и не реагировать при свете другого цвета или при лампочке, расположенной с одной стороны, положительно реагировать, а при лампочке, расположенной с другой стороны, не реагировать, то предварительная инструкция у детей 3—4 лет окажется бесполезной. Дифференцировку по предварительной инструкции маленькие дети выработать не могут. Что касается 6-летних и 7-летних детей, то у них такая предварительная инструкция ведет к тому, что дифференцировка образуется сразу. То же при дифференцировании запахов (А. Н. Циммерман).

Все эти явления еще раз заставляют нас задуматься над тем, что необходимо с большой тщательностью оценивать все те приемы, которые мы применяем в том или ином возрастном этапе для изучения высшей нервной деятельности ребенка.

Я должен высказать самое положительное отношение к тому приему исследования, который предложен и проводится А. Г. Ивановым-Смоленским. Мы им широко пользуемся. Но нужно, с одной стороны, избавиться от того, чтобы безоговорочно применять его везде и всюду, не считаясь с возрастом и состоянием испытуемого, а с другой стороны, нужно отказаться от безоговорочного охаивания, которое иногда приходится слышать от некоторых исследователей.

Это положительный и полезный прием исследования, но нужно уметь подходить с ним к каждому возрасту и к каждому уровню развития ребенка с соответствующей строгостью и соответствующим выбором одного из трех вариантов, о которых я говорил. Но еще раз повторяю, что применение одного какого-либо приема исследования не является правильным средством для изучения аналитико-синтетической способности ребенка и особенно высшей нервной деятельности его в целом.

В опытах с применением геометрических фигур совершенно отчетливо выступает, что ребенок называет цвета предметов, которые перед ним лежат, а когда ему предлагают выбрать сходную с предъявляемой фигуру, он подбирает круг к кругу, квадрат к квадрату, треугольник к треуголь-

нику, несмотря на цвет. Можно сделать из этого вывод, что цвет не служит для него ориентирующим качеством. Из словесного отчета убеждаешься, что он различает эти цвета. Когда вы достигли того, что он выбирает не только по форме, не только по величине, а и по цвету, вы заставляете его нарисовать фигуры, и он рисует одним карандашом и только несколько позже начинает выбирать карандаш соответствующего цвета. Как только вы нарушаете условия работы, наступает временный возврат к более раннему способу изображения или даже выбора (З. В. Денисова).

Все это свидетельствует о том, что на различных уровнях развития нервной системы, при различной степени упроченности тех или иных отношений, могут выступать расхождения реакций так, как в лабораториях Павлова наблюдалось расхождение между секреторной и двигательной реакциями. Известно, что вегетативные и двигательные реакции могут расходиться, что среди вегетативных реакций отдельные проявления могут не совпадать друг с другом.

Необходимо считаться с чрезвычайно важной формирующей ролью второй сигнальной системы, как это вытекает из наблюдений. По мере роста и развития ребенка вторая сигнальная система приобретает все большее и большее значение. Нельзя ограничиваться только попытками механически выработать условные рефлексы, не считаясь ни с предварительным опытом этого ребенка, ни с тем, какая ему предъявляется задача. Не учитывая этого, можно впасть в серьезные методические ошибки.



ДИАЛЕКТИЧЕСКИЙ МЕТОД В ФИЗИОЛОГИИ[1]

Всякое научное исследование требует постоянной проверки с точки зрения господствующей теории познания. Научные исследования, которые расходятся с теорией познания, должны себя оправдать, или показав несостоятельность теории познания, или уложившись полностью в ее требования, ее рамки.

Нам, советским ученым, дело облегчается тем, что принятая у нас теория познания диалектического материализма основывается на современном естествознании.

Если вы вспомните взгляды, высказанные корифеями диалектического материализма, в частности В. И. Лениным, то вы увидите там при обсуждении принципиальных вопросов, при критике различных идеалистических высказываний постоянно повторяющийся довод: это противоречит современному естествознанию, это не мирится с данными современного естествознания. Следовательно, теория познания диалектического материализма базируется и согласовывает свои взгляды с фактическими находками современного естествознания. Но мы, экспериментальные работники, конечно, можем иногда высказывать те или иные соображения, хотя бы и обоснованные фактами, но неправильные с точки зрения теории познания. Это заставляет нас время от времени проверять правильность трактовки полученных данных, с точки зрения соответствия их положениям, принятым в философии диалектического материализма.

Мы знаем, что в философии диалектического материализма приходится считаться с двумя сторонами дела: с самой системой и с методом.

Для нас, естествоиспытателей и врачей, не возникает, конечно, сомнения в том, что единственно правильная система — это система диалектического материализма, материалистическая по существу и диалектическая по методу, и из этих положений мы исходим. Мы считаем природу действительно реально существующей, существующей объективно, вне каких-либо недоступных человеческому познанию сил, существующей независимо от нашего сознания, но отражающейся в нашем сознании. Что же касается самого нашего сознания, то мы его рассматриваем как проявление определенных функций центральной нервной системы, и оторвать сознание от нервной системы мы не можем.

Поэтому, когда мы обращаемся к изучению функций животного организма и, в частности, человеческого организма, мы должны все время исходить из того положения, что объективно существующий вне нашего сознания и включающий в себя наш организм объективный мир находит отражение в нашем сознании благодаря деятельности определенных нервных

---

[1] Лекция в Обществе по распространению политических и научных знаний 14 октября 1955 г., Ленинград. Публикуется впервые.



Л. А. Орбели с супругой Е. И. Орбели на даче в поселке Комарово. 1957 г.



приборов. И перед нами встает вопрос: каковы соотношения между нашей познавательной способностью и законами деятельности нервной системы?

Само собой понятно, что если наше сознание отражает объективную действительность и вместе с тем само представляет собой проявление объективной действительности, то должны существовать какие-то определенные взаимоотношения, определенные зависимости, которые сами по себе составляют предмет изучения.

Мы, физиологи, в особенности физиологи, интересующиеся вопросами высшей нервной деятельности, конечно, от этих исходных положений уклоняться не можем и должны все наши стремления направить на то, чтобы правильно разрабатывать вопросы физиологии нервной системы и найти правильные пути для разработки тех сторон деятельности нашей нервной системы, которые лежат в основе наших познавательных способностей и, следовательно, составляют предмет теории познания.

Мы не можем оторвать действительность от нашего изучения и не можем оторвать наше изучение от действительности.

Как вы знаете, диалектический метод, который мог бы быть использован как материалистической, так и идеалистической философией, находит себе все-таки настоящее правильное применение именно в материалистической философии, и для нас чрезвычайно важно выяснить, в какой мере диалектика природы совпадает с диалектикой наших познавательных способностей.

При тех исходных положениях, которые я только что вам доложил, которые являются общепризнанными и общепринятыми, мы не можем представить себе, чтобы диалектика нашего мышления, диалектика мыслительного процесса не совпадала с диалектикой природы в целом и, в частности, с диалектикой развития и деятельности нервной системы.

На наше счастье, на счастье работников нашей эпохи, нашего времени, уже целым рядом представителей русского естествознания были проложены пути, идя по которым, мы оказались в силах разрабатывать нашу дисциплину так, как этого требует диалектический материализм.

Основные положения материалистической диалектики заключаются в том, что все в природе представляет собой нечто движущееся, все находится в движении, все развивается, все претерпевает определенные количественные изменения, которые приводят к качественным изменениям. Это развитие все время осуществляется путем борьбы противоположных тенденций, противоположных течений, которые, взаимно подавляя друг друга, время от времени принимают тот или иной характер, пока, наконец процесс не разрешится победой прогрессивной тенденции.

Спрашивается, насколько эти положения отражаются в наших физиологических познаниях, в результатах наших физиологических исследований, насколько они соответствуют тому, что мы наблюдаем, изучая физиологические явления, и в какой мере они помогают нам, для того чтобы ставить определенным образом задачи исследования и не только констатировать наличие определенных закономерностей, соответствующих диалектическому методу, но сознательно использовать диалектический метод, для того чтобы более коротким, более быстрым и правильным путем идти к разрешению стоящих перед нами задач.

Я должен подчеркнуть то обстоятельство, что не кто иной, как русские ученые К. А. Тимирязев и И. М. Сеченов высказали целый ряд соображений и привели определенные данные, показавшие необходимость использования диалектического метода в наших исследованиях.

Правильное понимание физиологических функций возможно лишь тогда, когда все физиологические явления будут рассматриваться как результат определенного процесса развития, когда при изучении физиологических явлений не будут ограничиваться только тем, что констатируется в данный момент, но когда путем учета всех явлений, предшествовавших нынешнему состоянию тех или иных функций, будут прослежены те пути, по которым развитие шло раньше, идет сейчас и, вероятно, будет идти в будущем.

Именно такой подход к изучению физиологических явлений был особенно характерен для И. П. Павлова. Вы знаете, что, приступая после многих лет работы в различных отделах физиологии к изучению вопросов высшей нервной деятельности, И. П. Павлов сразу же подчеркнул чрезвычайно важную принципиальную сторону метода условных рефлексов, им предложенного и им разрабатывавшегося на протяжении многих лет, он подчеркивал, что изучает не готовые рефлекторные акты, не поданные ему природой, а такие рефлексы, которые он формирует сам, которые он «заказывает» нервной системе, создавая определенные сочетания внешних раздражений с наличными, готовыми рефлекторными актами. Таким образом, как он говорил, мы присутствуем при возникновении новых рефлекторных актов, прослеживаем те закономерности, по которым идет развитие их, и потому изучение образования условных рефлексов дает нам возможность понять, как шло развитие рефлекторных актов в более ранние периоды эволюционного процесса, когда формировались наследственно передающиеся, так называемые безусловные рефлексы.

Эта мысль, которая руководила И. П. Павловым на всем протяжении тех лет, когда он занимался вопросами высшей нервной деятельности, была усвоена, конечно, и нами, его учениками и последователями. Мной эта мысль была формулирована так: «учение об условных рефлексах представляет собой ключ к пониманию функциональной эволюции нервной системы».

Это обстоятельство для нас чрезвычайно важно. Мы в настоящее время стремимся к тому, чтобы использовать метод условных рефлексов, не только для наблюдения непосредственно за процессом развития рефлекторных актов, но и для сопоставления тех закономерностей, которые вскрывает нам учение об условных рефлексах, с другими методами исследования, с тем чтобы понять тот процесс развития, который привел нервную систему животных к нынешнему состоянию, привел к тому, что из всего животного мира особенным образом выделилось человечество, перешедшее от простого биологического существования к существованию в качестве представителей общественной, социальной среды.

Из этого для вас ясно, что диалектический метод в физиологии требует от нас не только понимания того, как складывались функции нервной системы в эволюционном процессе, общем для человека и для всего животного мира, но и ответа на вопрос, какие они стали претерпевать изменения за время исторического существования человечества, когда выработались общественные отношения, когда человек стал существом не только биологическим, но и социальным. Следовательно, одновременный учет как биологических, так и социальных факторов, отражающихся на нервной системе, на ее функционировании, должен в конце концов привести нас к правильному пониманию не только законов нервной деятельности, но и тех факторов, которые обусловили именно такое развитие нервной системы. Он позволит нам понять сложнейшие, труднейшие вопросы взаимоотношений между физиологическими и психическими явлениями,

между человеческими функциями как функциями животного организма и как специфическими функциями членов общественной организации, общественного строя.

Отсюда возникает своеобразная тенденция, которая характерна для нашей советской науки. У нас в стране впервые возникли новые термины, например, термин «эволюционная физиология». Он возник одновременно в Москве и в Ленинграде. В Москве он был продиктован высказываниями нашего выдающегося морфолога академика А. Н. Северцова, который, занимаясь вопросами эволюционной морфологии, подчеркивал, что нужно ожидать развития наряду с эволюционной морфологией и эволюционной физиологии. Он просто ставил это как требование. Для него, как для эволюциониста-морфолога, было ясно, что многое будет понятно, если люди положат эволюционный принцип в разработку и физиологических явлений, а не только морфологических.

Ведь вся эволюционная теория возникла и развивалась на основе морфологических данных, и для некоторых исследователей, например для покойного товарища моего А. А. Заварзина, эволюционный метод был синонимом морфологического метода, — он даже не мог себе представить эволюционный путь без морфологии. Я с ним согласен в том отношении, что невозможно себе представить эволюционный процесс без изучения морфологии, и вполне согласен с Северцовым, который требовал, чтобы наряду с эволюционной морфологией была развита и эволюционная физиология.

Таким проводником эволюционных тенденций в физиологии явился в Москве профессор Х. С. Коштоянц. Независимо от него здесь, исходя из павловских тенденций, я и мои сотрудники строим эволюционную физиологию, руководствуясь следующими основными принципами. В основу изучения функций с учетом всего огромного материала, который накопила современная физиология, мы должны поставить специальные приемы исследования, которые вскроют нам закономерности эволюционного развития функций и дадут возможность до известной степени установить закономерности эволюционного развития функций и вскрыть факторы которые определили именно такое, а не иное течение эволюционного процесса.

Что же требуется от нас в настоящее время, для того чтобы иметь право говорить об эволюционной физиологии и оправдать эту эволюционную физиологию с точки зрения диалектического метода, метода материалистической диалектики?

Мы представляем себе дело так, что в основу должно быть положено одновременно несколько методов исследования. Я уже подчеркнул особое значение, которое имеет для изучения функций нервной системы метод условных рефлексов. Но этот метод условных рефлексов дает нам возможность понять эволюцию функций нервной системы, а все остальное до известной степени остается незатронутым при этом методе. Но если мы сопоставим его с данными сравнительной физиологии, если мы постараемся выяснить не только развитие условнорефлекторной деятельности у тех или иных лабораторных представителей животного царства, но постараемся построить сравнительную картину развития функций нервной системы в филогенезе (и не только нервной системы, но и мышечной, и других систем организма), путем изучения сравнительной физиологии, тогда уже получается определенный новый прием. Но обеспечит ли он нам все, что требуется? Конечно, нет, потому что нет возможности проследить в филогенезе все переходные ступени.

Мы хорошо знаем, что между человеком и человекообразными обезьянами существует огромный разрыв в силу того, что непосредственные предки человеческих организмов вымерли, в современном животном мире нет непосредственных предков человеческих организмов. Современные антропоиды представляют боковую линию развития, а не непосредственно предшествовавшую человеческим организмам.

Кроме того, данные сравнительной физиологии недостаточны еще потому, что развитие ведь шло по различным филетическим линиям и каждая филетическая линия проделала свой особый путь развития.

Сравнительная физиология дает нам возможность представить себе, какие могли бы быть пути развития, какие пути существовали, к каким результатам они привели, как одна и та же функция в процессе эволюционного развития претерпела то или иное изменение и так или иначе отразилась на морфологической стороне, а, с другой стороны, как различно представленные морфологические образования принимают на себя одну и ту же функцию, и таким образом мы прослеживаем и дивергенцию, и конвергенцию функций.

К этому мы должны прибавить еще один прием исследования, чрезвычайно важный, — изучение развития функций в онтогенезе. Это будет некоторое расширение тех исследований, которые предложены и проводились И. П. Павловым. Речь идет о том, что мы имеем возможность изучать те или иные функции, в частности функции нервной системы, в процессе индивидуального развития отдельных организмов того или иного вида. Мы в настоящее время и бьемся над тем, чтобы систематически строить онтогенетическую физиологию, изучать развитие тех или иных функций организма, в частности функций нервной системы, с момента зарождения, с момента начала дробления оплодотворенной яйцеклетки и до окончательного развития, до наступления зрелого возраста.

Конечно, этот прием представляет свои трудности, потому что успешное изучение может быть начато только с некоторых, довольно поздних стадий развития, но во всяком случае все наши стремления направлены на то, чтобы каждую функцию организма подвергнуть изучению в процессе ее возникновения, в процессе ее становления, индивидуального развития как во внутрияйцевой стадии развития, так и во внеутробной стадии.

К этому при изучении ряда функций мы имеем возможность присоединить еще один прием исследования, который мы и присоединяем. Этот прием заключается в том, что мы экспериментально разобщаем части организма друг от друга.

Как вы знаете, диалектический метод требует целостного изучения процесса, он не допускает ограничения наших исследований какими-нибудь частными вопросами, частными сторонами исследования. Он не исключает изучения частных процессов — наоборот, он требует, чтобы они были изучены, но изучение может считаться законченным лишь после того, как данные аналитического изучения, дробящего организмы на отдельные системы и органы и изучающего функции отдельных органов в разрозненном, изолированном виде, будут объединены вместе, синтезированы и дадут нам картину целостного существования организмов, целостного развития организмов и установления тех взаимоотношений, которые существуют между частями организма, с одной стороны, и между организмом в целом и окружающей его средой — с другой.

Само собой понятно, что при этих условиях мы имеем возможность получить существенно важные данные относительно хода развития тех или иных функций, если разобщим части организма друг от друга, в осо-

бенности если выключим те или иные системы или органы от регулирующих нервных механизмов.

Этот прием является существенно важным дополнением к методу онтогенетическому, потому что он дает нам возможность проследить, как развивалась бы функция того или иного органа, если бы на ней не отражалось регулирующее влияние нервной системы. Но мы можем прибегнуть к этому методу не только в процессе раннего индивидуального развития, но можем произвести такое разобщение и у взрослых, зрелых организмов, и наблюдать за теми функциональными изменениями, которые происходят в изолированном, освобожденном от контролирующего и регулирующего влияния нервной системы органе, при его независимом как бы существовании.

При этом нам приходится наблюдать определенные регрессивные явления, определенные, с большей или меньшей скоростью протекающие нарушения функций, которые до известной степени являются повторением в обратном порядке тех процессов, тех закономерностей, которые приходится наблюдать у нормальных организмов при их естественном развитии.

Но если у нас является возможность снова восстановить нервную связь, обеспечить регенерацию нервных путей и реституцию нервных влияний, то мы можем еще раз проследить тот же процесс уже в нормальном, правильном направлении. Реституция функции повторяет, опять до известной степени, определенные отрезки того нормального процесса развития, который происходил, когда мы не осуществляли такого вмешательства.

Такие же явления мы имеем возможность наблюдать и при условии неножевого, нетравматического удаления связей между регулирующими нервными приборами и периферическими органами, и в тех случаях, когда под влиянием токсических факторов, под влиянием различных фармакологических средств или под влиянием некоторых физических факторов, извне действующих, мы выключаем функционально, временно роль отдельных частей нервной системы. Опять-таки в этих случаях является возможность наблюдать определенные регрессивные изменения, отражающие тот ход эволюционного развития, который организмы проделали в эволюционном процессе.

Сопоставляя все эти данные, мы, в конце концов, имеем возможность более или менее правильно судить о том, как происходит развитие той или иной функции в процессе эволюционного развития как в филогенезе, так и в онтогенезе.

Это чисто экспериментальные приемы, которые дают нам возможность судить об эволюции функций и отвечать на первое требование диалектического метода — изучать явления в процессе их развития, изучать их в движении, а не ограничиваться изучением каких-то статических отношений, хотя бы и самых совершенных для настоящего времени.

Но, как я уже вскользь упомянул, диалектический метод требует, чтобы это изучение в процессе развития учитывало еще определенные стороны дела. Именно, я обратил ваше внимание на необходимость изучения тех взаимодействий, которые существуют внутри организма между отдельными его частями, которые направляют так или иначе развитие и которые обеспечивают возможность согласованного функционирования отдельных систем и органов и придают ему характер определенной целостности, определенной слаженности, определенной интегрированности, определенной координированности. Все это понятия, касающиеся одного

и того же явления, но оттеняющие различные стороны дела: интеграция — как средство объединения отдельных частей в единое целое; координация — как установление согласования между отдельными частями, чтобы они не только не препятствовали друг другу, но слаженно приводили к какому-то конечному результату этот целостный, интегрированный организм.

Это требование в значительной степени осуществляется, когда мы сознательно разобщаем части органов друг от друга, изучаем их в отдельности так, что они друг на друга не влияют или влияют лишь частично, а затем переходим к целостному изучению, к изучению организма в целом.

В этом отношении опять мы должны подчеркнуть огромную роль наших русских исследователей И. М. Сеченова и И. П. Павлова, в особенности И. П. Павлова, который создал целый ряд приемов исследования (в частности, для пищеварительного канала), позволивших и анализировать, и синтезировать данные физиологического эксперимента и построить правильное представление о взаимодействии частей пищеварительного тракта, о зависимости их от гуморальных и нервных факторов, о целостности этого процесса, а дальше позволивших ему построить учение и об условных рефлексах на основе работы одного органа — слюнной железы, — правильно отражающего влияния внешней среды.

Но опять-таки диалектический метод требует не только целостного понимания, не только учета результатов аналитической и синтетической работы. Он рассматривает всякое развитие как результат взаимодействия, как результат борьбы противоположных тенденций.

Находим ли мы это в современной физиологии и помогает ли это разобраться в тех фактических отношениях, которые вскрывает нам история развития функций организма? Я должен сказать, что да, это так.

Возьмем пример, опять-таки из физиологических данных, вскрытых И. П. Павловым и его школой, его учениками. Вы знаете, что в работе желудочных желез (один из важнейших отделов пищеварительного тракта) И. П. Павловым были установлены предполагавшиеся разными авторами, но различно трактовавшиеся данные. Вы знаете, что до И. П. Павлова шел спор о том, влияет ли нервная система на работу желудочных желез, зависит ли работа желудочных желез от нервной системы.

Как вы знаете, Гейденгайн приходил к заключению, что нервная система не управляет работой желудочных желез, хотя тот же Гейденгайн показал, что нервная система управляет работой слюнных желез (так же, как показал это и Людвиг). Но вот относительно желудочных желез сначала создавалось представление, что нервная система не влияет на их работу, что эта работа определяется химическими факторами, наличием определенных химических компонентов пищи, которые в готовом виде поступают в пищеварительный тракт, всасываются и поступают в кровяное русло или возникают как продукты первоначального переваривания пищевых веществ.

И. П. Павлову принадлежит заслуга, благодаря применению специально им разработанных правильных методов наложения экспериментальных фистул и экспериментальных разобщений пищеварительного тракта, доказать, что существует, с одной стороны, рефлекс в полости рта на желудочные железы, рефлекс, центробежным путем которого является блуждающий нерв. Это первая, нервная фаза работы желудочных желез. Но, с другой стороны, имеется и вторая фаза — обусловленная химическими возбудителями. Рефлекс существует, перерезаем блуждающие нервы — рефлекса нет.

Моей сотруднице М. Б. Тетяевой удалось проследить процесс реституции функции перерезанных блуждающих нервов. Оказывается, что нужно ждать пять лет, пока регенерируют желудочные волокна блуждающего нерва и полностью восстановится его влияние на работу желудочных желез. А что в это время происходит? В это время происходят существенные изменения. Желудочные железы работают, но только под влиянием химических факторов, под влиянием тех раздражающих материалов, которые находятся в готовом виде в пищевых веществах или возникают в процессе первоначального распада пищевых веществ.

Но я позволю себе обратить ваше внимание на один чрезвычайно важный факт, который касается именно вопроса о борьбе тенденций. Мы, оказывается, должны рассматривать химическую, гуморальную регуляцию работы пищеварительного тракта и нервную регуляцию пищеварения как две различные тенденции. Они борются между собой.

Одному из учеников И. П. Павлова, профессору М. П. Бресткину, пришлось провести совместно со своей сотрудницей И. Измайловой очень интересные исследования, касающиеся изменения работы пищеварительных желез, в частности желудочных желез, при лишении организма определенных витаминов. Животным давали автоклавированную пищу, из которой выключены все термолабильные витамины, главным образом витамины группы Б. Оказалось, что при этих условиях, после полутора—двух недель кормления такой авитаминизированной пищей, выпадает рефлекторная фаза. Вы можете кормить животное теми же пищевыми веществами, какими кормили в норме, — мясом, молоком, хлебом, — и полностью оказывается отсутствующим рефлекс с полости рта на желудочные железы; желудочные железы не дают при так называемом мнимом кормлении ни капли сока. Но если вы введете в желудок раствор либиховского экстракта, или пептона, или других известных химических возбудителей желудочных желез, то вы получаете секрецию, притом во много раз превосходящую то, что наблюдается у нормальных животных.

Следовательно, мы тут как раз видим, что под влиянием определенного вмешательства — лишения пищи витаминных компонентов — происходят такие изменения в нервной системе, которые мешают осуществлению рефлекторных влияний на желудочные железы, а это ведет к тому, что разрастается влияние химических факторов. Действие химических факторов чрезвычайно усиливается, получается секреция, во много раз превышающая нормальную. Но, что особенно интересно, если снова начать кормить не автоклавированной, а нормальной пищей, то через несколько суток восстанавливается рефлекс со слизистой рта, восстанавливается первая, нервная фаза, по павловской терминологии, и это ведет к тому, что резко ограничивается действие химических агентов.

Вы видите здесь совершенно отчетливую картину взаимодействия двух различных способов регуляции функций — гуморального механизма и нервного механизма, — взаимодействия, которое выражается в том, что развившаяся, установившаяся нервная регуляция подавляет значение химической регуляции. Как только химическая регуляция освобождается от этого подавляющего влияния нервной системы, значение ее начинает расти. Таких примеров можно привести много. В процессе развития мы наблюдаем такие же явления и в отношении двигательной работы пищеварительного канала. Если проследить в процессе индивидуального раннего постнатального развития у различных представителей млекопитающих двигательную работу пищеварительного канала, вы видите, что сначала неподвижная, вялая мускулатура желудка начи-

нает постепенно выполнять определенную тоническую деятельность. Эта тоническая деятельность потом сменяется более быстрыми сокращениями, которые приобретают ритмический характер, устанавливается определенная ритмика пищеварительного канала. Но дальше, с возрастом, начинается вмешательство нервной системы и эта ритмика начинает временами подавляться, устанавливается определенная периодика: периоды ритмической деятельности сменяются периодами покоя. Если вы будете вести наблюдение над двигательной работой желудка у взрослого животного, вы увидите такую картину правильной периодики, состоящей из периодов полного покоя и периодов ритмической деятельности. Перерезаете блуждающие нервы. В первую неделю имеется полная неподвижность, а потом начинается правильная ритмическая деятельность, но без периодики, а сплошная, непрерывная, и только в более поздних стадиях регенерации, при восстановлении функции блуждающего нерва, снова наступает периодика, следовательно, центральная нервная система оказывает подавляющее влияние на ритмическую деятельность желудка и вызывает периоды покоя.

Еще более интересное явление приходится наблюдать в ритмике сердечной мускулатуры у амфибий. Вы знаете, что у лягушки приходится иметь дело, с одной стороны, с кровяным сердцем, с другой стороны, с лимфатическими сердцами, которые построены из поперечнополосатой мускулатуры и находятся на пути лимфатических сосудов. И тут, и там имеется ритмическая деятельность. Давно известно, что сердечная ритмика не требует участия нервов, идущих из центральной нервной системы. У амфибий можно просто вырезать сердце и положить на стол; у млекопитающих и вообще у теплокровных животных нужно обеспечить кровообращение или перфузией кровью, или солевым раствором, и изолированное сердце может работать часами и сутками, оно проявляет правильную ритмическую деятельность. Но внутри организма эта ритмическая деятельность регулируется со стороны центральной нервной системы через два рода нервов — через блуждающий и симпатический нервы. Один ускоряет ритм (симпатический нерв), другой замедляет (блуждающий нерв). Симпатический нерв усиливает сокращения, блуждающий нерв ослабляет сердечные сокращения, может вызвать временно остановку работы сердца.

Когда мы обращаемся к лимфатическим сердцам, мы видим там несколько иную картину. Оказывается, что перерезка нервов, подходящих из спинного мозга к лимфатическим сердцам, прекращает их ритмическую работу. Приходится сделать заключение, что нормально наблюдаемая ритмика лимфатических сердец есть ритмика центрального происхождения, она обусловлена влиянием нервных клеток, находящихся в спинном мозгу. Но, что особенно интересно, пройдет несколько дней и лимфатические сердца, лишенные иннервации, вновь начинают ритмически работать. Но это уже другая ритмика, она не совпадает по своим темпам с исходной, нормальной ритмикой, она имеет совершенно другие временные характеристики.

Из этого приходится сделать заключение, что лимфатическим сердцам, так же как кровяному сердцу, свойствен автоматизм, свойственна способность под влиянием местных химических и физических условий осуществлять ритмическую деятельность, но эта ритмическая деятельность подавлена влияниями из центральной нервной системы, которая навязывает лимфатическим сердцам свой ритм, подчиняет их своему ритму. Когда мы этот ритм выключили, сердца сначала останавливаются, им

нужно некоторое время, неделя и больше, для того чтобы избавиться от тех влияний, которые были оказаны нервной системой, и снова вернуться к своей первоначальной способности осуществлять ритмическую деятельность под влиянием местных условий.

Таких примеров можно привести очень много. Мы видим, что этот принцип, как один из основных, характеризующих диалектический метод, обнаруживается в целом ряде физиологических фактов, где смена функций, перестройка функциональных отношений основана на борьбе различных тенденций, из которых одна оказывается победительницей и по крайней мере в определенных условиях, на определенные сроки является доминирующей.

Устраните эти взаимоотношения, нарушьте связь — и вы получите временное раскрепощение старых отношений.

Чрезвычайно интересно, что такие же соотношения мы наблюдаем и в скелетной мускулатуре, мускулатуре локомоторной. Скелетная мышца в известной стадии дегенерации моторного нерва приобретает способность к ритмическому сокращению. У насекомых это выражено чрезвычайно резко, устанавливается настоящая правильная ритмика, такая же, как у кровяного сердца, но она длится только некоторое время.

Тут я должен привлечь ваше внимание к фактам из совершенно другой области, впервые открытым у нас же в стране И. М. Сеченовым, — к тормозным явлениям в нервной системе. Подавляющему большинству из вас, конечно, известно, что И. М. Сеченовым впервые было показано, что межуточный мозг, один из высших отделов центральной нервной системы, так называемые зрительные чертоги, оказывает тормозящее влияние на рефлексы спинного мозга. Это были первые факты в науке, свидетельствующие о том, что наряду с процессами возбуждения в центральной нервной системе нужно считаться и с явлениями центрального торможения.

После исследований И. М. Сеченова в физиологии появилась тенденция (господствующая сейчас тенденция) наряду с процессами возбуждения все время учитывать роль тормозных процессов.

В этом отношении чрезвычайно важно, что И. М. Сеченову же принадлежит установление еще одного ряда фактов. Раздражая центральный конец перерезанного седалищного нерва электрическим током умеренной силы, Сеченов наблюдал, что вначале, если подобрать сверхпороговое раздражение, можно видеть сокращение тех или иных мышц, те или иные двигательные акты, но если раздражать нерв длительно, то периоды рефлекторных реакций сменяются периодами покоя, т. е. прекращением движения, затем снова наступает период рефлекторных актов. Устанавливается определенная периодика в центральной нервной системе при длительном, упорном раздражении центрального конца чувствительного нерва. Это явление в высшей степени важное. Оно свидетельствует о том, что в центральной нервной системе два внешне различно проявляющихся нервных процесса, возбуждение и торможение, или, может быть, две стороны единого нервного процесса, возбудительная и тормозная стороны, находятся в постоянном взаимодействии и поочередно друг друга подавляют.

Если мы обратимся к исследованиям И. П. Павлова, то мы находим в процессе установления условных рефлексов постоянную смену этих двух состояний (возбуждения и торможения) и обнаруживаем их тенденцию, с одной стороны, взаимно друг друга подавлять, а с другой стороны, взаимно друг друга возбуждать, потому что всякое длительное поддержание возбудительного процесса сопровождается так называемой после-

довательной отрицательной индукцией, переходом в тормозное состояние, а всякое длительное поддержание тормозного состояния может сопровождаться стадией повышения возбудимости.

Эти две стороны единого нервного процесса или два антагонистических нервных процесса, свойственных нервной системе, постоянно находятся в определенной борьбе, в стремлении подавлять друг друга.

Дальнейшее изучение показывает, что от случаев острой кратковременной борьбы этих двух процессов имеется переход к длительному, упорному удержанию тормозящих влияний. Целый ряд рефлекторных актов, свойственных как низшим представителям животного царства, так и представителям человеческих организмов на ранних стадиях индивидуального онтогенетического развития, оказывается потом подавленным, замаскированным и не обнаруживается у нормальных взрослых субъектов. Но если этот субъект поставлен в какие-нибудь исключительные условия, например в условия недостаточного снабжения кислородом или, наоборот, в условия отравления кислородом, то могут выступить и выступают определенные явления со стороны нервной системы, которые выражаются в том, что на сцену появляются рефлекторные акты и аномальные локомоторные акты, свойственные низшим организмам и свойственные человеческому организму на стадии эмбрионального или раннего постнатального развития.

Следовательно, мы видим, что все основные положения диалектического метода: развитие, переход количественных отношений в качественные, борьба тенденций, объединение и установление целостности за счет взаимодействия частей организма друг с другом, подчиненность организма внешней среде и вместе с тем устойчивость в отношении ее, — все эти принципы находят себе оправдание в огромном фактическом материале как всей физиологии, в целом взятой, так и тех работ, которые сознательно были направлены на то, чтобы сопоставить различные приемы исследования и, таким образом, поставить ход развития функций, ход эволюции, под систематический контроль с нашей стороны и дать нам возможность выяснить закономерности этих явлений.

Если мы теперь к этому прибавим то обстоятельство, что современная наука и современная техника открыли целый ряд физических факторов, которые были неизвестны нам в естественной природе, а сейчас сделались доступными, то создается возможность не только изучения закономерностей развития функций, но и изучения зависимости этих закономерностей от действия тех или иных внешних факторов.

Поясню примерами и покажу разницу между истинным пониманием этого предмета и обычно кажущимся, обывательским так сказать, представлением.

Нам было известно, что каждый животный организм, в частности человеческий организм, обладает органами чувств. Эти органы, по выражению Сеченова, являются воротами, через которые внешний мир действует на нашу нервную систему и отражается на деятельностях нашего организма. И Сеченов, и Павлов употребляли еще другое выражение, называя органы чувств трансформаторами внешних энергий в нервный процесс. Каждый из этих органов трансформирует какой-нибудь определенный вид внешней энергии в нервный процесс и, таким образом, дает возможность поступления импульсов в центральную нервную систему по центростремительным нервам и затем возникновения определенных ответных, отраженных, по терминологии Сеченова (рефлекторных — по общепринятой терминологии), влияний.

Но вы хорошо знаете, что если обратиться к зрительному прибору, то ведь очень ограниченная часть светового спектра солнца воспринимается нашим зрительным прибором. Видимая часть спектра составляет ничтожную часть общего светового потока. Если бы мы должны были ограничиваться только теми сведениями, которые дают нам наши глаза, мы бы дальше этого крайне ограниченного участка светового спектра не могли строить знания.

Между тем в настоящее время уже больше 60—70 лет известны излучения ультрафиолетовые, известны излучения инфракрасные. Инфракрасное излучение мы воспринимаем, только не глазом, не как свет, а кожей, как теплоту. Произошла какая-то дифференциация в процессе эволюционного развития, дифференциация рецепторов. Кожные рецепторы сохранили способность реагировать на инфракрасные лучи, давать ощущение тепла, а сетчатка сохранила способность реагировать на видимую часть спектра, давать нам зрительные ощущения. Ультрафиолетовое излучение мы не воспринимаем в обычной жизни. Но если убрать хрусталик, как это приходится иногда делать, то оказывается, что видимый спектр несколько расширяется в ультрафиолетовую сторону. Ультрафиолетовые лучи (ближние) могут восприниматься сетчаткой, но мы их обычно не видим, потому что они претерпевают сильное преломление и не достигают самой сетчатки. Но из этого не следует, что ультрафиолетового света не существует, — он есть. И за тепловыми инфракрасными лучами существуют еще более инфракрасные лучи, которые и теплового ощущения не вызывают, однако могут вызывать определенные эффекты.

Но человеческое знание благодаря именно тому огромному количественному и качественному скачку, который произошел в процессе развития нервной системы, обеспечило нам возможность не только восприятия и оценки явлений, происходящих во внешнем мире, но и генерирование различных видов энергии, и мы имеем возможность генерировать не только свет видимый, но и свет ультрафиолетовый. Мы имеем возможность улавливать ультрафиолетовые лучи из природы или искусственно нами созданные и их регистрировать, делать их доступными нашему зрению.

Всем вам известно явление флуоресценции, которое заключается в том, что волны больших частот превращаются в волны меньших частот, короткие волны переходят в длинные. Этот переход ведет к тому, что ультрафиолетовые лучи, проходя через определенные среды, вызывают в них видимое для нашего глаза свечение. Это основано на том, что меняется длина волны. То же самое может иметь место и в отношении других видов энергии.

Еще недавно мы считали, что звуковые явления ограничиваются теми длинами волн, теми частотами звуковых колебаний, которые воспринимаются нашим ухом. Но были созданы приборы, сначала в форме свистков (дальтоновский свисток), которые давали возможность создавать звуковые колебания более высоких частот, недоступные для нашего уха. Оказывается, что, например, собака воспринимает 40 тыс. колебаний в секунду, тогда как для нашего уха 20 тыс. колебаний является пределом слышимости.

В настоящее время созданы искусственные генераторы, основанные на различных физических принципах, которые генерируют ультразвуковые явления очень больших частот. Вместе с тем техника дала возможность построить физические приборы, которые улавливают эти колебания, и они могут быть графически зарегистрированы и видимы глазом. Мы видим кривые на бумаге, характеризующие те ультразвуковые частоты, которые для нашего уха недоступны. Оказывается, что они имеют

место в природе. Сначала нам казалось, что мы перехитрили природу, создали такие виды энергии, которых в природе нет. Но на самом деле они существуют в природе и ими пользуются другие представители животного царства, прошедшие иной эволюционный путь. В частности, всем вам знакомые летучие мыши, как теперь выяснено, реагируют на звуковые колебания в 50 тыс. герц — значит, на 10 тыс. больше, чем собака, и они этим пользуются. Их слуховой прибор устроен так, что они воспринимают ультразвуковые частоты 50 тыс. герц, и они этим руководствуются в своих ночных полетах. То удивление, которое вызывала у всех способность летучих мышей летать ночью и ловить насекомых, объясняется тем, что они генерируют и улавливают ультразвуковые колебания довольно больших частот — до 80 тыс. герц — и используют фонолокационный прием.

Мало того. Мы узнали, что можно пользоваться определенными способами улавливания и генерирования звуковых частот, а в некоторых средах и ультразвуковых частот для так называемых локационных целей. Для этих целей мы применяем то электромагнитные волны метровой длины, то звуковые, то ультразвуковые частоты.

Теперь выяснено, что китообразные, в частности дельфины, которые живут в Черном море, пользуются локационной системой, локационным методом: они генерируют ультразвуки порядка 100—150 тыс. герц и улавливают их. Теперь, благодаря тому, что у нас есть улавливатели, мы тоже улавливаем эти звуки и слышим то, что генерируют дельфины, что генерируют рыбы, которые считались глухими и немыми, а между тем у них своя область, своя сфера звуковых частот, которыми они руководствуются и которые применимы именно к той среде, в которой они живут. Дело в том, что звуковые колебания таких больших частот, как свыше 100 тыс. герц, не проводятся по воздуху, они проводятся только в жидких средах, и само собой понятно, что природа поставила дело так, что дельфины, китообразные, пользуются ультразвуками порядка 100—150 тыс. герц, тогда как летучие мыши пользуются теми частотами, которые проводимы в воздухе, которые могут играть роль в их воздушной среде.

То же самое касается электромагнитных волн. Вы знаете, каким событием в науке явилось открытие радиоволн. Это опять-таки исходит из нашей страны — они были открыты А. С. Поповым и использованы для беспроволочной телеграфии. Мы привыкли постепенно к тому, что радиоволны все больше используются в технике, и последние десятилетия дают нам возможность наслаждаться радио, и не только беспроволочной телеграфией и телефонией, но бильд-телеграфом, т. е. передавать изображения, и, наконец, телевидением — мы в настоящее время можем смотреть дома спектакль, который происходит где-то вдали, в театре. Все это достижения человеческого ума, но все они основаны на том, что человек научился генерировать новые формы энергии, ранее ему незнакомые, и не только генерировать, но и трансформировать в такие формы, которые доступны нашим органам чувств. Если бы мы не видели результатов электромагнитных волн в форме телевидения, то мы бы о них ничего не знали, так же как не знали бы, если бы не слышали те трансформированные частоты, которые доступны нашему уху.

Во всех этих случаях дело сводится к тому, что человек учится открывать новые формы энергии, учится их трансформировать, находит способы их улавливания и генерирования и установления их места в природе. На этом строится и вся наука. Не будь этого, мы не могли бы двигаться

в наших знаниях. Результатом этого развития техники и научных представлений является то, что наши научные познания и наши технические возможности прогрессивно ускоряются.

Благодаря чему это достигается? Благодаря тому, что в эволюционном процессе наша нервная система достигла такого уровня и совершила такой качественный скачок от простого количественного роста, когда оказалось возможным разграничение внешних явлений от собственных переживаний, использование своих субъективных переживаний для того, чтобы оценивать и отражать то, что происходит во внешнем мире, явилась возможность оценки собственных состояний и состояний внешнего мира во взаимоотношении между внешним миром и собственным организмом — все то, что составляет предмет, с одной стороны, физиологии, с другой стороны, психологии. И наши мыслительные процессы и могли развиваться только благодаря этому.

И, что особенно важно, если в эволюционном процессе взаимосвязь между потомками и предками осуществляется законами наследственности, путем передачи определенных наследственных признаков от одного поколения к последующим, в результате чего нам приходится считаться с тем, что определенные явления оказываются общими для нас и для некоторых низших представителей позвоночного царства, то наряду с этим возникли такие формы деятельности и реагирования, которые свойственны только человеку. В человечестве из поколения в поколение, не наследственным путем, а путем передачи личного опыта, путем накопления общечеловеческого опыта передаются определенные представления об окружающей природе, о законах природы и о законах жизни самого человека — как индивидуального биологического существа и как члена определенной общественной среды.

На чем это основано? Основано это на развитии второй сигнальной системы, на развитии речи, к чему привело развитие трудовых процессов.

Развитие этих способностей, наиболее высоких способностей человеческой нервной системы, представляет собой существенно важный скачок в эволюционном процессе, когда к простым эволюционным отношениям, основанным на передаче определенных наследственных способностей и признаков из поколения в поколение присоединилась возможность накопления человеческого опыта благодаря развитию речи и в особенности письменности, возможность обозначения явлений определенными словесными знаками, что позволило обобщить явления, объединять их и вместе с тем расчленять, дифференцировать и передавать от одного человека к другому, от учителя к ученику, от родителей к детям, передавать из поколения в поколение. И тут существенно важным для нас является тот момент, когда мы должны подойти непосредственно к выяснению вопроса о воздействии внешних явлений на состояние и деятельность нашей нервной системы и в нашей нервной системе уловить те факторы, которые ведут к тому, что от простого, объективно, внешне протекающего и внешне доступного оценке процесса реагирования мы переходим к тому, что проявляем самосознание, осознавание того, что на нас действует, обладаем способностью субъективного восприятия и укладывания его в наши определенные мыслительные процессы.

Это наиболее интересный момент эволюционной физиологии, в задачу которой входит уяснение основных физиологических механизмов, которые отличают человека от животных и дают ему возможность так сильно возвыситься над окружающей живой природой.

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ФИЗИОЛОГИИ И МЕДИЦИНЫ [1]

Для человека, являющегося питомцем Военно-медицинской академии и проработавшего свыше 50 лет в стенах этой академии, исключительная честь выступить с актовой речью на одном из заседаний академии.

Я избрал темой сегодняшнего выступления вопрос о взаимоотношениях эволюционной физиологии и медицины. Это имеет известное основание. Дело в том, что в Военно-медицинской академии начала развиваться и успешно развивалась эмбриология. Академик Бэр был много лет профессором нашей академии. В стенах академии работали корифеи физиологической науки — И. М. Сеченов и И. П. Павлов. Здесь впервые возникла попытка изучить физиологию нервной системы в возрастном аспекте. Я имею в виду работы И. Р. Тарханова. Здесь возникли первые мысли о применении эволюционного принципа в физиологии. Для меня Военно-медицинская академия была не только колыбелью, в которой я получил основное физиологическое и медицинское образование, здесь зародились все те мысли, которые привели в конце концов к попытке создать эволюционную физиологию, как новый этап в развитии физиологической науки.

Разрешите пояснить, что я подразумеваю под эволюционной физиологией. Марксистско-ленинская философия требует рассмотрения каждого явления в процессе его развития. Само собой понятно, что это особенно должно касаться жизни живых организмов как растительных, так и животных, в частности наивысшего представителя животного мира — человека. Трудно понять ту многообразную сложную деятельность, которую осуществляет человек не только как индивидуум, но и как член человеческого общества, если не проникнуть в корни возникновения тех процессов, которые разыгрываются в организме и, в частности, в его нервной системе, регулирующей все функции организма и обеспечивающей человеческую деятельность во взаимодействии с природной и социальной средой.

Но оказывается, что, в то время как физиологическая наука развивается в течение уже многих столетий, эволюционный принцип проник в физиологическую науку очень мало. Между тем еще задолго до возникновения учения Дарвина в клинической медицине имелась тенденция объяснять некоторые симптомы заболеваний, в особенности заболеваний нервной системы и психических, с точки зрения эволюции, с точки зрения процесса развития, т. е. рассматривать некоторые симптомы как отражение пройденного эволюционного пути. Такие высказывания имели место

---

[1] Актовая речь на торжественном акте в связи с 158-летием Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова. Изд. ВМА, 1958.

с начала XIX столетия. Я должен подчеркнуть, что в нашей академии в течение многих лет эволюционный принцип в неврологии проводил покойный профессор М. И. Аствацатуров. Его светлой памяти мы обязаны истолкованием целого ряда симптомов органических нервных болезней с точки зрения теории развития.

Если теперь обратиться к вопросу о том, по каким путям идут физиологи, чтобы строить учение о функциях организма с точки зрения эволюционного принципа, на основе эволюционной теории, то приходится учитывать, что здесь нельзя ограничиться изучением тех или иных функций в готовом виде, в том виде, в каком они в настоящее время являются предметом физиологического изучения. Но вместе с тем необходимо, используя весь багаж физиологических знаний, все направления, по которым шло развитие физиологической науки, пойти дальше для того, чтобы путем сопоставления и синтеза построить себе представление о том, как эти функции зародились на ранних этапах возникновения жизни и как они совершенствовались. Нужно выяснить, какие общие закономерности лежат в основе развития функций животных организмов, благодаря каким механизмам установились эти общие закономерности и как под влиянием различных условий среды происходило дифференцирование и дивергентное развитие функций.

Эволюционная физиология должна заниматься не только изучением отдельных функций, но и выяснением общих закономерностей физиологического развития организма. Иначе говоря, эволюционная физиология должна включать в себя не только эволюцию функций, но и функциональную эволюцию. Сюда войдут вопросы, касающиеся таких сложных приспособительных механизмов, как явления адаптации, явления аккомодации, вопросы резистентности по отношению к тем или иным воздействующим на организм факторам. Закономерности развития этих сложных физиологических функций должны составить одну из важнейших задач для физиологов-эволюционистов.

Каковы же те пути и приемы исследования, которые могут помочь проникнуть в первую очередь в эволюцию отдельных функций? Здесь путей несколько. Прежде всего, конечно, это путь использования данных зоофизиологии и сравнительной физиологии. Я подчеркиваю разницу между этими двумя физиологическими направлениями, потому что зоофизиология должна дать нам, рано или поздно, представление о том, каково разнообразие функциональных проявлений отдельных видов и отдельных разновидностей животного мира. Это наука, которая должна систематически заниматься выяснением функциональных отправлений (основных и второстепенных) у отдельных представителей животного мира. Сравнительная физиология представляет собой более узкую и более высокую специальность, требующую не просто описания функций у отдельных организмов и отдельных видов, а сопоставления их друг с другом и прослеживания хода развития той или иной функции в том или ином направлении на отдельных филетических линиях.

Таким образом, основной материал, который мы должны добывать, — это материал, характеризующий развитие функций в филогенезе. Но к этому должно быть прибавлено более доступное нам во многих отношениях и чрезвычайно важное — изучение функций в онтогенезе, т. е. в процессе индивидуального развития отдельных представителей животного мира. Конечно, речь не может идти о том, чтобы у одного и того же индивидуума проследить ход развития всех функций. Речь идет о том, чтобы представители определенного вида были бы прослежены на различных стадиях

их онтогенетического развития, иначе говоря, изучена возрастная физиология, касающаяся отдельных функций.

Здесь приходится напомнить чрезвычайно важное положение, выдвинутое нашим русским ученым академиком А. Н. Северцовым, о том, что онтогенез не просто является повторением филогенеза, как это утверждает всем известный биогенетический закон, но что сам филогенез претерпевает изменения под влиянием онтогенеза, что все то, что происходит в окружающей животный организм среде, находит себе определенное отражение, оказывает влияние на ход развития отдельных организмов и что в этом процессе могут иметь место такие изменения, которые придадут филогенезу новое направление.

Это чрезвычайно важное положение требует, чтобы онтогенетические исследования осуществлялись не на одном каком-нибудь виде животных, не на одной филетической линии, а на различных филетических линиях, для того чтобы онтогенез и филогенез были бы одновременно в руках исследователей.

Конечно, и для изучения функций у различных по своей организации представителей животного мира, в особенности у такого представителя, каким является человек с биологической точки зрения, и для изучения функций развивающегося организма на различных этапах развития, с момента дробления яйца и до полного его созревания, требуется применение адекватных приемов исследования. Эти приемы должны изыскиваться, совершенствоваться и правильно применяться на том или ином уровне развития.

Достаточно ли этих двух путей? Оказывается, что ценнейший материал для построения эволюционной физиологии дает клиника. Недаром, как я уже подчеркивал, еще задолго до возникновения дарвиновской эволюционной теории делались попытки со стороны практических врачей искать объяснение некоторых симптомов в эволюционном прошлом животного организма, в частности человека. Мы сейчас пользуемся помощью клиники, наблюдая за больными как в нервной, так и в психиатрической клиниках для того, чтобы путем оценки проявлений болезненного процесса, нарушений основных функций, как самых высших, так и примитивных, грубых, понять, каково соотношение между развитием функций, обнаруженным в филогенезе и онтогенезе, и той картиной, которую дает клиника. Мы находим на каждом шагу подтверждение того факта, что очень многие патологические процессы представляют собой до известной степени отражение пути, который прошел организм в процессе эволюции.

Это дает нам основание еще крепче связываться с клиникой, искать у нее помощи, чтобы вскрыть перед нами картину патологического процесса и таким образом получить материалы для совместной трактовки. Само собой понятно, что для этого необходимо участие физиологов и клиницистов.

Мы хорошо знаем, что многие проявления болезненного процесса могут быть вызваны экспериментально. Здесь приходит на помощь патологическая физиология, в особенности эксперименты, которые могут быть проделаны на животных с целью разобщения отдельных частей организма друг от друга, отключения функционирующих органов от регулирующих механизмов, рассечения нервной системы с целью изоляции подчиненных отделов от руководящих отделов и наоборот. Это имеет большое значение, потому что, как мы знаем, не только высшие отделы центральной нервной системы регулируют деятельность низших отделов, но и сами они получают постоянный поток импульсов со всех органов чувств,

со всех рецепторных полей и подвергаются действию целого ряда внешних факторов и тех процессов, которые разыгрываются внутри организма. Эта масса импульсов, которая притекает к центральной нервной системе, в значительной степени определяет характер ее деятельности, в связи с этим разобщение высших отделов от низших сопровождается не только изменением деятельности подчиненных, освободившихся от руководства со стороны высших отделов, но также существенными изменениями и вышележащих отделов, лишившихся постоянной информации со стороны периферических органов.

Это дает возможность включить в состав задач эволюционной физиологии специальные вопросы о последствиях нарушения связи между органами и нервной системой и между отдельными частями нервной системы.

Наконец, последний фактор, с которым нужно считаться, — фактор внешней среды. Я его называю последним, тогда как в действительности в эволюционном процессе он играл первенствующую роль. Мы не можем себе представить ход развития живого организма иначе, как в постоянном взаимодействии с окружающей средой. Среда оказывает влияние на функции органов, оказывает влияние на их морфологическое развитие. Но организм, приспосабливаясь к условиям своего существования, сам начинает воздействовать на среду. Наиболее резко это выражено в человеческом организме, который умеет не только оценивать явления внешнего мира, строить себе представление о том, что происходит в окружающем мире, но и воздействовать на него. В настоящее время наука и техника достигли грандиозных успехов в генерировании различных видов энергии, как тех, которые были всегда известны человечеству, так и тех, которые стали известны только благодаря последним достижениям науки и техники. Я напомню только о последних 50—70 годах, когда были открыты новые формы энергии, раньше неизвестные человечеству. Они генерируются, количественно определяются, и, что особенно важно, человечество выясняет, что многие из неизвестных ранее форм энергии всегда существовали, существуют и воздействуют на нас. Мы не только находимся под влиянием видимого света, но и под влиянием ультрафиолетовых лучей и, как теперь оказывается, под влиянием электромагнитных волн высокой частоты, излучаемых солнцем. Они обнаружены на протяжении последних десятилетий. Мы находимся под влиянием ультравысоких звуковых частот, различных видов естественного излучения (космические лучи), а сейчас мы находимся и под влиянием искусственно вызванных излучений.

Выяснение влияния всех этих факторов должно быть использовано для того, чтобы составить себе представление о том, как отражается каждый из видов энергии, в той или иной степени воздействующий на организм, на развитии его функциональных отношений.

Вот те основные пути и основные задачи, которые стоят перед эволюционной физиологией.

Для нас сейчас особенно интересно выяснить вопрос о том, в какой мере выявленные тем или иным способом пути и закономерности эволюций функции находят себе отражение в человеческой патологии, в какой мере человеческая патология дает материал для построения эволюционного учения в физиологии и в какой мере физиология может помочь клинике в истолковании тех или иных симптомов, а следовательно — в диагнозе и прогнозе ряда заболеваний.

На этих вопросах мне хочется остановиться несколько подробнее.

Само собой понятно, что абсолютно ничего нового в приемах исследований здесь нет. Речь идет о том, чтобы обычные пути физиологических исследований, все многообразие методических и технических приемов, которые применяют физиологи, направить и использовать так, чтобы одновременно в руках одного и того же коллектива исследователей оказались данные, касающиеся развития функций в филогенезе, развития функций в онтогенезе, развития и нарушения развития функций при определенных функциональных повреждениях, при воздействии различных физических факторов внешней среды как в отдельности, так и в различных комбинациях, и, наконец, данные, указывающие, как проявляется отражение эволюционного процесса при наблюдении над людьми, подвергшимися какому-то вредоносному влиянию и в результате этого переживающими патологический процесс. При таком подходе к изучению функций обнаруживаются удивительно интересные и важные данные.

Я позволю себе остановить ваше внимание на двух сторонах жизненного процесса: с одной стороны, на деятельности нервно-мышечных приборов, с другой — на деятельности центральной нервной системы.

На протяжении многих лет мне и моим товарищам по работе пришлось работать над периферическим нервно-мышечным прибором. Мы исходили из факта, установленного еще в 70-х годах прошлого столетия, что через несколько суток после перерезки моторного нерва мышечные ткани претерпевают известные изменения, которые проявляются в том, что мышцы языка, освобожденные от влияния со стороны центробежных нервов, начинают реагировать тоническим сокращением на раздражение чувствительных нервов.

В наших исследованиях на собаках, на которых впервые и был проделан эксперимент с перерезкой моторного нерва языка, был прослежен ход процесса развития иннервационного аппарата в онтогенезе. Оказалось, что на ранних этапах онтогенеза не только моторный, но и чувствительный нерв вызывает сокращения мышц языка, близкие друг другу по характеру. Моторный и чувствительный нервы вызывают тонические сокращения. Но они оказываются несколько различными по длительности. По мере развития, в течение нескольких дней (в первые 10 дней постнатального развития) мы обнаруживали расхождение функций. Моторный нерв становится все более активным, вызывает все более и более быстрые сокращения и подавляет способность чувствительного нерва вызывать сокращения.

Кроме описанного явления, возникающего после перерезки моторного нерва языка у взрослой собаки, моторная денервация мускулатуры у млекопитающих приводит к возникновению фибрилляции мышц.

Исследования как нашей лаборатории, так и зарубежных лабораторий показали, что в данном случае речь идет об изменении функциональных свойств мышечной ткани. Это изменение ведет к тому, что у мышцы восстанавливается способность сокращаться под влиянием медиатора ацетилхолина и меняется отношение к ряду химических агентов. Химические раздражители, которые в норме не вызывают сокращения мышцы, начинают вызывать сокращения, и постепенно, по мере прохождения времени от момента перерезки нерва, все больше расширяется круг тех агентов, которые могут вызывать сокращение мышц.

Возникает вопрос, не являются ли эти изменения функциональных свойств отражением эволюционного процесса, не наблюдаем ли мы возврата функциональных свойств к более ранним отношениям, к тому, что раньше имело место в процессе развития.

Сопоставление функциональных свойств большого числа представителей мышечной ткани самых различных животных (млекопитающие, амфибии, рыбы, круглоротые, беспозвоночные и их личинки) показывает, что, действительно, чем ниже стоит организм на филогенетическом пути развития, тем более тонический характер носят мышечные сокращения и тем большее число химических агентов может вызвать мышечные сокращения. По мере повышения по филогенетической лестнице происходит все большее сужение круга химических раздражителей, которые способны вызвать сокращение мышцы. Мало того, оказывается, что на низших этапах развития как в филогенезе, так и в онтогенезе химические раздражители могут действовать иначе, чем они действуют у высокостоящих организмов. Например, такой хорошо известный агент, как кураре, на низших этапах развития вызывает сокращение мышцы.

В нашей лаборатории обнаружено, что у таких беспозвоночных животных, как саранча, мышцы прыгательных и летательных аппаратов, после перерезки их моторных нервов, начинают реагировать на ацетилхолин ритмическими сокращениями. На определенных стадиях развития саранчи обнаруживается стадия автоматических ритмических сокращений мышц.

Целый ряд явлений показывает, что в процессе онтогенетического и филогенетического развития мы наблюдаем одни и те же закономерности: определенный переход от одних функциональных свойств к другим, определенное совершенствование мышечной ткани, уточнение взаимоотношений между моторными нервами и мышцами.

Это чрезвычайно важное положение находит свое проявление и в клинике. Мы хорошо знаем, что при поражении периферических нервов обнаруживаются изменения в функциональных свойствах иннервируемых нервом мышц. Они проявляются как в изменении порогов, так и в изменении хронаксии и характера сокращений, в наклонности давать длительные тонические сокращения, переходящие в контрактуру. Таковы клинические проявления. Аналогичные отношения мы обнаруживаем в эксперименте при перерезке периферических нервов, при разобщении их с центральной нервной системой.

Теперь я обращаюсь к вопросам, связанным с центральной нервной системой. Здесь мы находим гораздо более богатый материал. Мы в настоящее время проводим систематические исследования возрастных изменений в деятельности нервной системы у детей и лабораторных животных. Мы прослеживаем возникновение тех или иных рефлекторных актов на самых ранних стадиях развития. У животного в эксперименте мы имеем возможность прервать в любой момент беременность, использовать беременную самку для того, чтобы вести наблюдение над плодом на том или ином этапе развития. В отношении человека мы ничего подобного себе позволить не можем, но имеем возможность наблюдать за детьми с первого часа появления их на свет, а в случаях, если ребенок родился недоношенным, то исследовать последние дни внутриутробного развития, протекающего, однако, вне утробной жизни. Нужно считаться с одним чрезвычайно важным обстоятельством. Приходится делить все животные организмы на зрелорождающихся и незрелорождающихся. Конечно, это деление не абсолютно, но вполне обосновано, потому что одни представители животного царства рождаются на свет почти вполне созревшими, со всеми реакциями по отношению к внешней среде, для имитации процессов, которые они видят, для добывания и захватывания пищи и т. д. Наряду с этим есть животные (к числу которых принадлежат так называемые выводковые птицы), которые являются настолько незрелорожден-

ными, что, вылупившись из яйца, должны погибнуть, если родительский организм не оказывал бы определенной помощи и не поддерживал бы их жизнь на протяжении длительного срока. Наиболее незрелорождающимся является человек. Человек родится совершенно беспомощным, но с довольно развитой рефлекторной деятельностью. Необходимо обратить внимание на то, что мы очень часто смешиваем два понятия: понятие приобретенный и врожденный и, с другой стороны, зрелый и незрелый. Нельзя думать, что все то, что возникло после рождения и отсутствовало до рождения, является приобретенными функциями. У незрелорождающихся должны продолжаться процессы развития безусловных рефлексов и после рождения. Само собой понятно, что они будут развиваться и развиваются не так, как если бы организм продолжал существовать в условиях внутриутробной жизни. Родившийся на свет организм сразу подвергается многочисленным воздействиям, которых не было до рождения: действие температуры, механические прикосновения, энергия солнца и т. д. Весь ход развития под влиянием этих факторов может меняться. Мало того, организм подвергается определенному воздействию со стороны взрослого организма, особенно ребенок, который зависит от ухода взрослых людей. Уже на ранней стадии развития каждый возникающий рефлекс начинает подпадать под влияние условных связей.

Мы наталкиваемся на такую картину: одни безусловные рефлексы существуют в момент рождения и с первого часа жизни организма уже подвергаются влиянию со стороны условных рефлексов, а другие рефлексы еще в это время отсутствуют.

Этот ход развития осложняется еще тем, что врожденные реакции также взаимодействуют друг с другом. Мы имеем реакции, которые друг друга стимулируют, ускоряются в общей картине, и реакции, которые друг друга тормозят. Необходимость выяснения вопроса о том, что является врожденным, что является ранее созревшим, до рождения на свет, что созревает в процессе дальнейшего развития, как эти рано возникшие и поздно возникшие рефлекторные реакции взаимодействуют друг с другом и как они изменяются под влиянием факторов внешней среды, в частности под влиянием закономерного взаимодействия с условными связями, — все это делает задачу исследования чрезвычайно сложной и требует углубленного анализа.

Когда мы говорим о человеке, надо учитывать еще одно обстоятельство. Уже на ранних этапах развития организм может подвергаться и подвергается не только действию природных физических факторов, но и действию человеческой речи. Взрослые люди и дети, окружающие новорожденного ребенка, обращаются к ребенку с определенными словами и таким образом дают повод для установления у него способности отвечать на сигналы второй сигнальной системы. Это в значительной степени меняет картину развития. Конечно, нужно считаться с тем, что такое изучение хода развития функций в возрастном аспекте давно проводится Н. И. Красногорским, А. Г. Ивановым-Смоленским и др. Мы тоже включились в эту область исследований, но нас она интересует с несколько более общей точки зрения. Нам важно не только выявление закономерностей развития, но и выяснение тех механизмов взаимодействия, которые ведут к перестройке функциональных отношений, к усложнению их и обеспечивают превращение человека из биологического существа в существо социальное. Этот процесс чрезвычайно важный, потому что вся дальнейшая жизнь человека строится на основе функции нервной системы. Речь идет не о какой-то биологизации социальных явлений. Конечно,

нет. Но материализм требует признания того, что все взаимоотношения между организмами, лежащие в основе социальной жизни, представляют собой закономерное проявление деятельности нервной системы. Эти закономерности должны быть проанализированы и вскрыты. Здесь мы и наталкиваемся на целый ряд явлений, интересных для физиологов и клиницистов. Контакт между физиологами и клиницистами помогает разобраться в этих вопросах.

При ряде душевных заболеваний мы обнаруживаем всем известные и хорошо изученные синдромы, характеризующие ту или иную нозологическую форму, отличающие одну нозологическую форму от другой. Клиника очень подробно и хорошо их описала и пользуется накопленным опытом для того, чтобы дифференцировать их, и руководствуется этим в лечении. Здесь-то и выявляется, что многие синдромы и отдельные симптомы нервных и душевных заболеваний являются отражением того, что имело место в истории развития. Старые догадки клиницистов, очень четко ими высказанные, сейчас находят себе фактическое оправдание. Можно поражаться той проницательности старых клиницистов, с которой они предполагали, что те или иные симптомы являются отражением эволюционного развития. Но это требует фактических доказательств. Только благодаря тому, что в настоящее время имеется возможность планомерного изучения хода развития определенных процессов, определенных рефлекторных актов, определенной деятельности органов чувств, установление временных связей как по первой, так и по второй сигнальной системе и дает возможность сопоставления фактического хода нормального развития функций с тем, что показывает клиника. Мы приходим к бесспорному убеждению, что в процессе некоторых заболеваний, при некоторых нозологических единицах наблюдаются явления возврата к старым функциональным отношениям: выпадают более поздно развившиеся функции и выявляются более ранние, которые в норме были маскированы.

Мы хорошо знаем, что в процессе развития наблюдается этап, когда в деятельности любого периферического органа (будь то скелетная мышца, гладкая мускулатура пищеварительного тракта, мускулатура сердца или железы) проявляется одно явление: орган, на раннем этапе развития функционирующий самостоятельно под влиянием факторов внешней среды, с момента врастания нервов попадает под влияние этих нервов, которые навязывают ему новые функциональные отношения. Выключив нервные связи, мы наблюдаем старые формы деятельности. То же самое мы видим в высших проявлениях деятельности нервной системы. У душевнобольных, например у шизофреников, которые дают картину ступора, мы наблюдаем явления, обнаруживающиеся в эксперименте на животных. Мы имеем возможность проследить за постепенным неуклонным, на определенном этапе развития болезни, выключением высших психических проявлений и возвратом их к наиболее ранним формам. Особенно интересно то, что здесь имеется возможность выявить путем сопоставления с данными анамнеза жизни, как у данного человека, жившего в определенной общественной среде и в определенных условиях внешней физической среды, обнаруживаются те или иные особенности в отличие от другого пациента с той же нозологической формой, но жившего в других условиях. Если в известных случаях удается такое сопоставление провести, то получается картина, свидетельствующая о том, что функции нервной системы претерпевают обратное развитие, в результате чего выявляются старые формы отношений, которые были в норме маскированы.

В настоящее время, сопоставляя ход развития функциональных отношений у младенца, начиная с первых часов рождения и до созревания (15—16 лет), мы обнаруживаем далеко идущее совпадение картины нормального развития с тем обратным развитием, которое наблюдается у душевнобольных с некоторыми формами заболеваний.

Клиника дает еще один важный момент. В клинике применяются для лечения различные воздействия. Все то, что можно использовать для лечения больного, клиника применяет. В частности, применяются такие приемы лечения, как инсулиновая терапия, с целью вызвать коматозное состояние, дающее очень хороший лечебный эффект при шизофрении. Мне приходится часто наблюдать в одной из психиатрических клиник картину почти полного восстановления нормальных отношений под влиянием систематически проводимой инсулиновой терапии. Сам процесс терапии заключается в том, чтобы после соответствующей подготовки ввести дозу инсулина, способную вызвать у человека коматозное состояние, и затем успешно вывести его из этого состояния при помощи введения сахара.

Этот процесс развития коматозного состояния занимает несколько часов (до 2—3—4 час.). В это время есть возможность систематически проследить за всеми высказываниями больного, за его отчетом о том, что он испытывает, за его реакциями на тот или иной словесный сигнал со стороны врача, наблюдать выпадение условных рефлексов, появление безусловных рефлексов, которые в норме не проявлялись. Здесь наблюдается поразительное сходство между тем, что дает изучение хода развития нормального организма в возрастном аспекте, с тем, как идут в обратном направлении процессы при развитии коматозного состояния. Выявляются известные особенности.

Прежде всего ход изучения функций центральной нервной системы в онтогенезе показывает, что не все безусловные рефлексы были при рождении уже готовыми. Некоторые возникают позже. Само собой понятно, что могут быть условные рефлексы, возникающие раньше, чем появился какой-нибудь поздний врожденный рефлекс. В процессе развития коматозного состояния обнаружено такое же явление: условные рефлексы выпадают раньше, чем безусловные. Но это не надо понимать как выпадение всех условных рефлексов раньше, чем начинают выпадать безусловные рефлексы. Ранее развившиеся безусловные рефлексы держатся дольше, чем позже развивавшиеся рефлексы. Более прочные условные рефлексы держатся крепче, чем мало упроченные рефлексы. Систематический анализ этих явлений свидетельствует о том, что, действительно, мы имеем картину обратного хода процесса развития, выявление более старых, маскированных форм более поздно развившимися.

Подобную картину мы можем наблюдать и при воздействии некоторых факторов внешней среды на здорового человека. Например, при действии высокого парциального давления кислорода у нормального человека, так же как и у животных, могут возникать судорожные явления. При этом, как нами установлено, в нервной системе возникают изменения, приводящие к тому, что она в короткий срок претерпевает в функциональном отношении как бы обратное развитие. По мере углубления кислородного отравления в деятельности центральной нервной системы обнаруживаются такие формы координационных отношений, которые были ей свойственны на отдельных стадиях развития в онтогенезе. После прекращения воздействия организм снова возвращается к нормальным отношениям.

Здесь возникает один принципиальный вопрос, который давно стоит в биологической науке: обратим ли эволюционный процесс? Когда мы говорим о возврате к более ранним функциональным отношениям, мы не думаем, что весь эволюционный процесс можно повернуть в обратную сторону. Мы говорим лишь о том, что на определенном этапе развития функциональные отношения остаются сохраненными, но замаскированными. Тут выступает исключительная роль тормозного процесса, который разыгрывается в нервной системе наряду с возбудительным процессом и представляет собой измененную форму возбудительного процесса. Мы имеем в этом защитный механизм, который позволяет держать определенные ранее существовавшие и ранее нужные функциональные отношения под спудом, замаскированными, но не уничтоженными. Пластичность организма и заключается в том, что при определенных условиях, когда новая среда вызывает затруднение проявления новых функций, старые функциональные отношения могут выплыть на сцену и могут быть использованы как компенсаторные явления и лежать в основе перестройки функциональных отношений.

Я заканчиваю призывом к тому, чтобы установился более тесный контакт между физиологами и клиницистами. Такой призыв делался неоднократно, но не всегда был успешным. Будем надеяться, что этот призыв найдет свой отклик. Только тесный, неуклонный, систематический контакт между представителями физиологической науки и клиники может способствовать тому, чтобы, с одной стороны, проникнуть в тайну эволюционного процесса, с другой — использовать закономерности эволюционного процесса для более полной оценки клинических явлений и сделать из этого более правильные практические выводы.



СОДЕРЖАНИЕ



ЛЕОН АБГАРОВИЧ ОРБЕЛИ
ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ, Т. I

Печатается по постановлению
Президиума Академии Наук СССР

Редактор издательства *М. И. Гольданская*
Художник *М. И. Разулевич*
Технический редактор *А. В. Смирнова*
Корректоры: *Н. И. Журавлева, И. И. Кац*
и *И. А. Кириллова*

Сдано в набор 27/III 1961 г. Подписано к печати 10/VI 1961 г. РИСО АН СССР № 13-6В. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$. Бум. л. $14^{1}/_{4}$. Печ. л. $28^{1}/_{2} = 39.04$ усл. печ. л. + 9 вкл. Уч.-изд. л. 37 + 9 вкл. (0.6). Изд. № 1378. Тип. зак. № 111. М-07313.
Тираж 2300.
Цена 2 р. 85 к.

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1.

1-я тип. Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

Исправления и опечатки

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
296	6 сверху	уловный	условный
410	14 »	энергии	энергии,
437	28 »	и в тех	в тех
438	6 снизу	рефлекс в	рефлекс с

А Орбели. Избранные труды, т. 1.